Experimente und Beobachtungen über die Biologie des Regenwurms

Unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Raumorientierung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg a. L.

vorgelegt von

Fritz Focke
aus Bad Essen

Marburg 1930

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1930

Experimente und Beobachtungen über die Biologie des Regenwurms

Unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Raumorientierung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg a. L.

vorgelegt von

Fritz Focke
aus Bad Essen

Marburg 1930

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1930

Als Dissertation angenommen am 12 Februar 1930
Referent: Prof. Dr. F. Alverdes
Tag der mündlichen Prüfung: 12. Februar 1930

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus: „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“,
Bd. 136, Seite 376—421

Experimente und Beobachtungen über die Biologie des Regenwurms, unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Raumorientierung.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 376
II. Material 378
III. Locomotion und Umdrehbewegungen des Regenwurms 379
a) Das intakte Tier 380
b) Das Tier ohne Oberschlundganglion 384
IV. Die maßgebenden Orientierungsfaktoren 389
a) Die Schwerkraft 389
b) Das Licht 398
c) Tactile Reize 400
d) Das Wasser 401
1. Die osmotische Wirkung des Wassers 403
2. Der chemische Reiz des Wassers 409
3. Der Sauerstoffgehalt des Wassers 409
4. Der mechanische Reiz des Wassers 415
e) Der Erdwiderstand 416
V. Biologische Auswertung der Beobachtungen und Versuchsergebnisse 418
VI. Zusammenfassung 419
VII. Literaturverzeichnis 420

I. Einleitung.

In den zahlreichen Arbeiten über den Bewegungsmechanismus und die Orientierung des Regenwurms wird in erster Linie sein Verhalten an der Erdoberfläche berücksichtigt. Hier handelt es sich um das Kriechen auf einer Fläche. Dagegen bleibt die Frage meist unbeantwortet, welche Faktoren den Regenwurm im Erdreich, also in einer dreidimen-

sionalen Umwelt, orientieren. Es war naheliegend, bei dieser Orientierung vor allem an die Schwerkraft zu denken.

Der Zweck meiner Untersuchungen war daher in erster Linie, diesen etwaigen Einfluß der Schwerkraft nachzuweisen und gleichzeitig den Mechanismus des etwa vorhandenen Schweresinnes beim Regenwurm zu klären. War ein Schweresinn nicht festzustellen, so war weiter zu fragen, welche sonstigen Faktoren dem Regenwurm zur Orientierung in der Erde dienen könnten. Im Zusammenhang damit war es erforderlich, zunächst die Locomotion des Regenwurms und seine Reaktionen auf Veränderungen der Normallage zu untersuchen, um sodann die Bedeutung der dabei wirksamen Orientierungsfaktoren unter besonderer Berücksichtigung der Schwerkraft zu ermitteln. Bei diesen Untersuchungen mußte auch auf die von FRIEDLÄNDER aufgeworfene Frage nach dem Einfluß des Oberschlundganglions auf die Bewegungen des Regenwurms eingegangen werden.

Herrn Professor Dr. F. ALVERDES bin ich für die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen und die ständige Unterstützung zu größtem Dank verpflichtet. Ebenso gebührt mein Dank Herrn Privatdozenten Dr. C. SCHLIEPER für das freundliche Interesse und mannigfache Ratschläge.

Von den älteren Arbeiten über die Locomotion des Regenwurms an der Erdoberfläche sind besonders die bekannten Untersuchungen von FRIEDLÄNDER (1894) zu erwähnen.

Den Einfluß des Lichtes, der Berührungsreize, der Feuchtigkeit und Temperatur auf die Bewegungen des Regenwurms innerhalb und außerhalb des Erdreichs behandeln vor allem die Arbeiten von PARKER (1901, 1906, 1911), SMITH (1902) und JENNINGS (1906). SMITH glaubt, eine negative Phototaxis sicher festgestellt zu haben. Jedoch überwiegt nach dieser Autorin zumeist die positive Thigmotaxis, und selbst wenn der hemmende Lichtreiz ausgeschaltet ist, "contact is so strong, that the worm remains for some days in a somewhat dry and certainly unnatural environment". Nur äußerst starke Lichtreize vermögen ihn zu einer Aufgabe der möglichst allseitigen Berührung zu bewegen.

MERKER (1926) untersuchte neben der Wirkung des Lichtes vor allem den Einfluß des Wassers auf das Erscheinen der Regenwürmer an der Erdoberfläche; seine Messungen an Sickerwasser ergaben, daß dem Wasser in der Erde ein großer Teil seines Sauerstoffgehaltes entzogen wird. Das führt ihn zu der Annahme, daß diese verminderte Sauerstoffspannung des Bodenwassers den Regenwurm in Atemnot versetze und ihn bei Regenwetter veranlasse, an der Oberfläche der Erde seinen Sauerstoffbedarf zu decken. Nach den Angaben von H. JORDAN und B. SCHWARZ (1920) sowie von H. E. DOLK und F. VAN DER PAAUW (1929) jedoch vermag der Regenwurm mit außerordentlich geringen Sauerstoffmengen (bis zu 2,5% O_2) auszukommen. Das läßt obige Annahme MERKERS sehr unsicher erscheinen, zumal MERKER keine exakten Beweise für seine Theorie anführt, sich vielmehr mit der Feststellung begnügt, daß seine Versuchsergebnisse sicher nicht dagegen sprechen.

Den Ausgangspunkt für die vorliegenden Untersuchungen über den möglicherweise vorhandenen Schweresinn des Regenwurms bildete die Theorie des allgemeinen Lagereflexes, die v. Buddenbrock (1914) aufstellte. Die Resultate seiner Versuche ließen ihn schließen, daß gewissen Krebsen für die Orientierung nach der Schwerkraft außer den Statocysten noch ein weiteres Mittel zur Verfügung stehe: der allgemeine Lagereflex. W. v. Buddenbrock nimmt an, daß dieser Reflex, der nicht an ein spezifisch für Schwerkraftreize empfindliches Organ gebunden ist, durch die Lage des Gesamtkörpers im Raume ausgelöst wird. Seine Wirkungsweise sei vielleicht folgendermaßen zu erklären: »Die inneren Organe sind meistenteils mit Hilfe von Mesenterien an der Leibeswand aufgehängt und üben so auf dieselbe einen Zug aus, der dauernd der gleiche bleibt, solange sich das Tier in seiner Normallage befindet, Größe und Richtung aber ändert, wenn der Körper die Gleichgewichtslage verläßt. Es ist mehr als wahrscheinlich, daß dies von dem Tier in irgendeiner Weise percipiert wird, und daß sich im Anschluß daran im Laufe des individuellen Lebens Reflexbewegungen herausbilden, welche den Körper genau wie auf den Statocystenreiz hin in seine Normallage zurückführen.«

Die experimentelle Bestätigung dieser Theorie schienen die Untersuchungen von Wolf (1926) über den »Umdrehreflex bei Seesternen und Schlangensternen« zu liefern. Nach seinen Angaben hat bei diesen Tieren der an Mesenterien aufgehängte Darm bzw. Magen und sein Inhalt die Funktion eines statischen Organes übernommen. Schwierigkeiten in der Versuchsanordnung ließen jedoch mancherlei Fehlerquellen offen, und eine Nachprüfung dieses Resultates durch Fraenkel (1928) führte zu dem entgegengesetzten Ergebnis. Nach diesem Autor sind die Umdrehbewegungen bei den Seesternen und Schlangensternen in erster Linie auf Berührungsreize zurückzuführen, und dem Magen kommt keinerlei Bedeutung für die Orientierung nach der Schwerkraft zu. Bereits vor der Veröffentlichung dieser Feststellung durch Fraenkel hatten meine Versuche gezeigt, daß auch das Verhalten des Regenwurms für die Theorie v. Buddenbrocks keine Stütze bietet, ein Ergebnis, das sich zunächst nicht vermuten ließ.

II. Material.

In erster Linie benutzte ich zu meinen Versuchen *Lumbricus herculeus*. Die Tiere wurden stets frisch gesammelt und besaßen bei maximaler Streckung eine Länge von etwa 20 cm. Während der Sommermonate sind sie bis zum Eintritt des Frostes in großen Mengen zu finden, wenn sie nachts die Oberfläche der Erde aufsuchen. Bei Frostwetter ist man gezwungen, sie auszugraben. Sie halten sich auch bei sehr starkem Frost in Tiefen von 30—40 cm auf.

Wegen seiner größeren Widerstandsfähigkeit ist *Lumbricus herculeus* den kleineren Arten vorzuziehen. Auch ermöglicht seine Größe eine bessere Beobachtung im Dunkelzimmer bei schwacher, roter Beleuchtung und erleichtert die an ihm vorzunehmenden Operationen.

Gelegentlich wurden jedoch auch Kontrollversuche mit anderen Arten, z. B. *Allolobophora foetida*, gemacht. Dabei wurde stets prin-

zipiell das gleiche physiologische Verhalten festgestellt, so daß darin kein Unterschied zwischen den nahe verwandten Arten zu bestehen scheint. Wenn im folgenden ganz allgemein vom Regenwurm die Rede ist, so ist *Lumbricus herculeus* gemeint.

III. Locomotion und Umdrehbewegungen des Regenwurms.

Zur Beobachtung der Kriechbewegungen des Regenwurms ließ ich die Versuchstiere auf einer mit gleichmäßig verteilter Gartenerde bedeckten Glasplatte kriechen. Dagegen benutzte ich zur Untersuchung

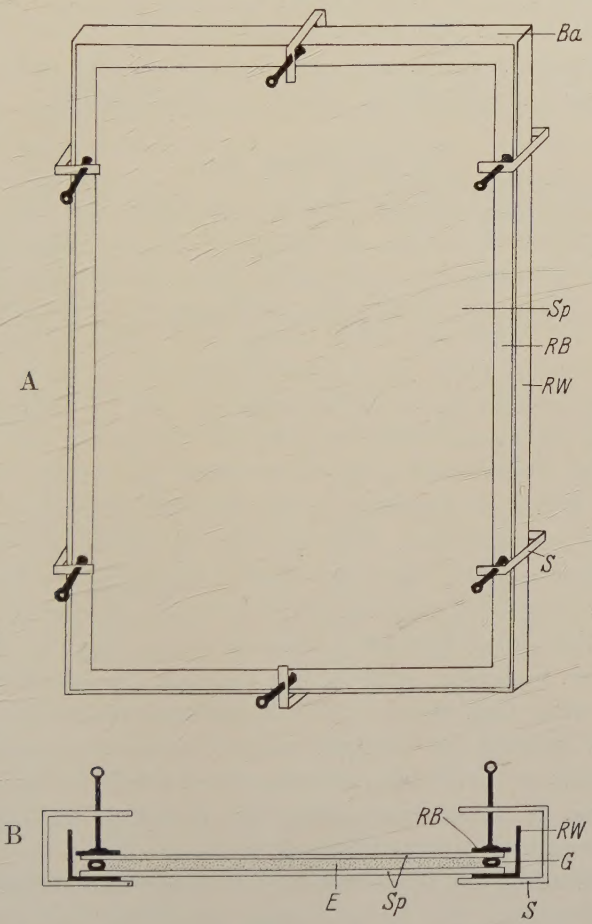

Abb. 1. Zwei aufrecht stehende, 65×48 cm messende Spiegelscheiben, zwischen denen sich Erde befindet und die durch eiserne Rahmen und Schraubzwingen miteinander verschraubt sind. A Aufsicht, B Querschnitt; *E* Erde, *Sp* Spiegelscheiben, *RB* Rahmen aus Bandeisen, *RW* Rahmen, an welchem die eine schmalere Seite (*Ba*) aus Bandeisen und die drei übrigen Seiten aus Winkeleisen bestehen, *S* Schraubzwinge, *G* Gummischlauch.

der Einbohrbewegungen und Locomotion in der Erde folgende Versuchsanordnung (Abb. 1): Zwei Spiegelscheiben (*Sp*) von je 65 cm Länge und 48 cm Breite, zwischen denen sich eine 1—2 cm dicke Schicht feiner Erde (*E*) befand, wurden in einen eisernen Rahmen (*RW*) gebracht, an welchem die eine schmalere Seite aus Bandeisen (*Ba*) und die drei übrigen Seiten aus Winkeleisen bestanden. Unter Benutzung eines zweiten Rahmens aus Bandeisen (*RB*) wurden beide Scheiben miteinander fest verschraubt. Zum besseren Druckausgleich trug die Innenseite der Rahmen eine Filzauskleidung. Nachdem dieser Apparat senkrecht aufgestellt war, wurden die Tiere veranlaßt, sich in die Erdschicht zwischen den beiden Glasplatten einzubohren. Bei Ausschaltung störender Lichtreize kriechen sie stets an der einen oder anderen Glaswand entlang und ermöglichen eine genaue Beobachtung.

a) Das intakte Tier.

Das normale Kriechen des Regenwurms wurde von Friedländer (1894) eingehend untersucht. Er kam dabei zu der Feststellung, daß das Vorwärtskriechen des Regenwurms durch die normalerweise von vorn nach hinten fortschreitenden, nacheinander auftretenden Verdünnungs- und Verdickungswellen bedingt wird. Zunächst kontrahiert sich die Ringmuskulatur der vorderen Segmente, dadurch wird das Vorderende gestreckt und vorwärtsgeschoben. Die nachfolgende Kontraktion der Längsmuskulatur bewirkt ein Nachziehen des hinteren Körperendes. Dabei werden die nach hinten gerichteten, ventralen Borsten als Widerhaken benutzt, um ein mögliches Zurückweichen des Vorderendes auszuschließen. Friedländer vermutete, daß bei einem Rückwärtskriechen auch eine entsprechende Umlegung der Borsten erfolge, so daß deren freie Enden nunmehr dem Vorderende zugewandt seien.

Diese Vermutung fand ich schon mit bloßem Auge bei genügend großen Tieren bestätigt. Auch ist das Umlegen der Borsten deutlich zu spüren, wenn man einen auf der Handfläche kriechenden Regenwurm durch Reizung des Vorderendes zur Umkehr der normalen Vorwärtsbewegung zwingt. Zudem überzeugt man sich leicht davon, wenn man während des Rückwärtskriechens mit der Hand am Körper des Tieres von vorn nach hinten entlang streicht.

Die Bedeutung der Borsten für die Locomotion des Regenwurms ist damit klargelegt. Ihre lateral-ventrale Anordnung bedingt es, daß das Kriechen auf der Ventralseite für den Wurm die bestmögliche Art der Fortbewegung darstellt. Solange sich der Regenwurm außerhalb der Erde fortbewegt, ist daher ein Kriechen auf der Rückenseite nur

äußerst selten zu beobachten und auch dann nur vorübergehend. Dagegen stellte ich fest, daß der Regenwurm bei einem ruhigen Liegen an der Erdoberfläche die Bauchlage nicht bevorzugt. Versuchstiere, die ich isoliert in Wassergläsern hielt, lagen oft tagelang auf dem Rücken. Ebenso setzten bei Tieren, die ich in Rückenlage brachte, die Umdrehbewegungen erst dann ein, wenn die Tiere mit den zum Vorwärtskriechen erforderlichen peristaltischen Bewegungen begannen. Das Vorderende leitet dabei die Umdrehbewegungen ein, da es ja auch normalerweise mit der Kriechbewegung beginnt. Jedoch zeigte das abgeschnittene Hinterende ebenfalls das Bestreben, nur auf der Bauchseite zu kriechen.

Verschiedene Tiere wurden so zerlegt, daß Vorder- und Hinterende die gleiche Segmentzahl besaßen. Nachdem die durch die Wunde verursachten starken Bewegungen vorüber waren, wurden nach etwa 3 Stunden die Tiere in Rückenlage auf feuchtes Fließpapier gebracht und die Zeit vom Augenblick der ersten Bewegung bis zur Erreichung der Normallage gemessen. Obgleich die ermittelten Einzelwerte stark variieren, lassen die in Tabelle 1 angegebenen Beispiele A, B, C und D deutlich erkennen, daß die Geschwindigkeiten des Umwendens im Mittel-

Tabelle 1.

Versuchstier	Umdrehzeiten in Sekunden	Mittelwert in Sekunden
A	Vorderende: 3, 10, 10, 20, 25	14
	Hinterende: 2, 12, 15, 5, (75)	(22) 8
B	Vorderende: (30), 10, 8, 10, 10, 7	(13) 9
	Hinterende: 8, 10, 10, 8, 5, (30)	(12) 8
C	Vorderende: 5, 10, (70), 20, 9, 8, 12	(19) 11
	Hinterende: 15, 30, 20, 20, 15, 22	20
D	Vorderende: 30, 12, 19, 41, 26, 33	27
	Hinterende: 9, 43, 18, 31, 56, 12, 8	25
E	Vorderende: 3, 25, 10, 15, 20, 15, 8	14
	Hinterende: 40, 60, 10, 70, 95, 110	64

Tabelle 1. Umdrehzeiten einiger Versuchstiere, die in zwei Teilstücke zerlegt waren. Bei Versuchstier A, B, C und D besaßen Vorder- und Hinterende die gleiche Segmentzahl; bei E dagegen zählte das Vorderende 85 Segmente, das Hinterende 52.

wert für das Vorderende und Hinterende desselben Tieres oft annähernd gleich sind. Beide Teilstücke zeigen in gleichem Maße das Bestreben, auf der Ventralseite zu kriechen. Der große Unterschied in den Zeiten

beim Versuchstier E ist dadurch zu erklären, daß in diesem Falle das Vorderende 85 Segmente zählte, das Hinterende dagegen nur 52. Ganz allgemein nimmt die Umdrehgeschwindigkeit mit der Größe der Teilstücke ab. Einem isolierten Hinterende von 9 Segmenten gelang das Umdrehen erst nach Verlauf von 3 Stunden. Kleineren Teilstücken war es nicht möglich, die Normallage zu erreichen, da sie die dazu erforderlichen schlängelnden Bewegungen nicht mehr ausführen können.

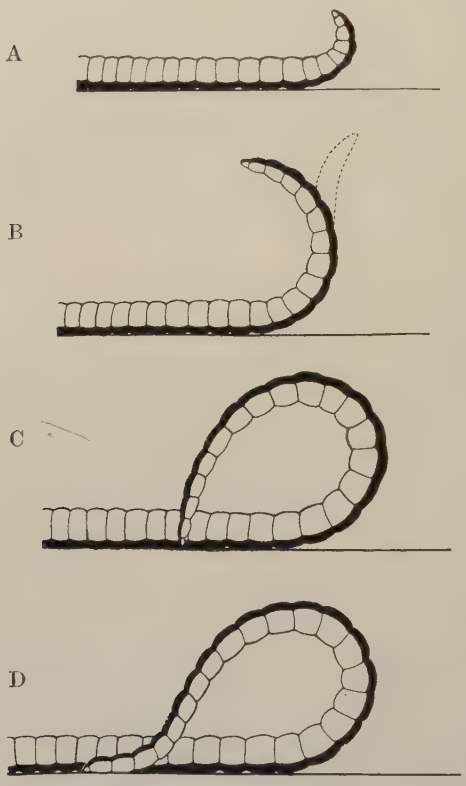

Abb. 2. *Lumbricus*. Bewegungen des Vorderendes in Rückenlage; der Rücken ist schematisch schwarz gezeichnet. A Beginn der Ventralkrümmung, B Suchbewegungen des Vorderendes, C starke Ventralkrümmung bis zur Berührung mit dem Erdboden. D Das Vorderende beginnt mit der Ventralseite auf dem Erdboden weiterzukriechen.

Liegt der Regenwurm auf dem Rücken, so beginnt er das Umwenden im allgemeinen mit einer Krümmung des Vorderendes nach oben (Abb. 2). Die erhobenen Segmente führen dabei lebhafte Suchbewegungen aus. Da jedoch der Regenwurm so normalerweise keinen Gegenstand erreicht, an dem er entlang kriechen könnte, fällt das Vorderende entweder seitlich auf die Erde zurück, oder es krümmt sich so weit ventral ein, daß es die Erde wieder berührt (Abb. 2, C). Ist letzteres der Fall, so beginnt es sofort auf der Erdoberfläche weiterzukriechen, und der Wurm erreicht auf diese Weise seine Normallage.

Das Einbohren erfolgt nur dann, wenn das Tier auf dem Bauche liegt. Es wurde niemals beobachtet, daß ein auf dem Rücken oder auf der Seite liegender Wurm sich aus dieser Lage einzubohren versuchte. Stets setzten zunächst die beschriebenen Umdrehbewegungen ein, und erst, nachdem die Bauchlage erreicht war, begannen die Einbohrversuche.

Bei mittlerer Tagesbeleuchtung stellen bereits die ersten Kriechbewegungen, die das Tier in Bauchlage unternimmt, ein Suchen nach

einer zum Einbohren geeigneten Stelle dar. Ein längeres Umherkriechen wird nach Möglichkeit vermieden, und es hängt nur von der Beschaffenheit der Erde ab, ob sich das Tier früher oder später einbohrt.

Die Einbohrversuche selber verlaufen ähnlich den bereits beschriebenen Kriechbewegungen (Abb. 3). Durch Kontraktion der Ringmuskulatur wird das Vorderende zunächst zugespitzt und wie ein Keil in die Erde vorgeschoben. Die nachfolgende Kontraktion der Längsmuskulatur läßt die vorderen Segmente stark anschwellen und bewirkt, daß die Erde zur Seite gedrängt wird. Darauf setzt wieder eine

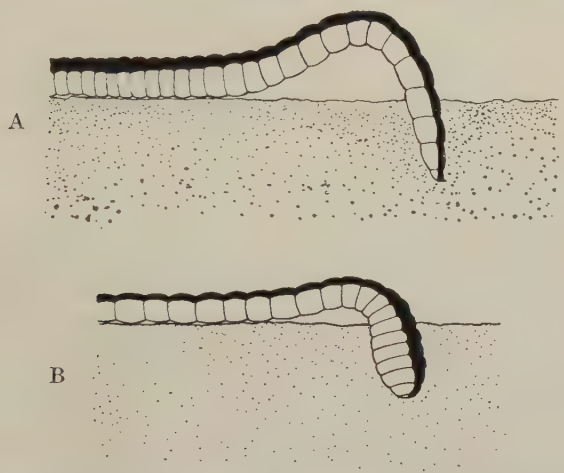

Abb. 3. Einbohrbewegungen in Bauchlage. A Kontraktion der Ringmuskulatur und Vorwärtsschieben des Vorderendes, B Kontraktion der Längsmuskulatur und Nachziehen der folgenden Segmente.

Streckung des Vorderendes ein, die das Tier weiter in die Erde vordringen läßt. Je nach der Stärke der Würmer und der Festigkeit der Erde sind die Tiere in 1—2 Minuten in der Erde verschwunden.

Ein »Hindurchfressen« derart, daß der Regenwurm die zu beseitigende Erde frißt und durch den After wieder ausscheidet, wurde im Experiment nie beobachtet. Auch in der Natur findet man die Wurmröhren nur mit sehr kleinen Excrementspuren versehen, während sie in diesem Falle voll ausgefüllt sein müßten. Sie entstehen demnach normalerweise auf die oben beschriebene Art. Durch die ständige Absonderung von Schleim, der die Erdpartikelchen miteinander verklebt, erlangen sie allmählich eine gewisse Festigkeit und ermöglichen dem Tier ein leichtes Hin- und Herkriechen. Im horizontalen Teil seiner Röhren kriecht der Regenwurm im allgemeinen auf der Bauchseite.

Das verzweigte System seiner Röhren, das sich bis zu einer Tiefe von 30—40 cm erstreckt, verläßt er unter normalen Bedingungen nur selten in voller Länge. Sucht er nachts die Oberfläche der Erde zur Nahrungsaufnahme oder Copulation auf, so bleibt er mit dem Hinterende zumeist in seiner Röhre und zieht sich gegebenenfalls blitzschnell in diese zurück. Eine Veränderung der Lebensbedingungen jedoch, wie sie z. B. bei starken Regenfällen eintritt, veranlaßt die Tiere, aus ihren Röhren an die Oberfläche der Erde aufzusteigen und selbst am Tage auf ihr umherzukriechen.

Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen am intakten Regenwurm lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Die Locomotion des Regenwurms erfolgt durch abwechselnde Kontraktion der Ring- und Längsmuskulatur. Dabei dienen die ventralen Borsten als Widerhaken. Sowohl außerhalb der Erde wie im horizontalen Teil seiner Röhren kriecht der Regenwurm auf der Bauchseite. Eine Änderung dieser Normallage löst bei dem Tier oder auch einem seiner Teilstücke einen Umdrehreflex aus. Sobald sich ihm die Gelegenheit dazu bietet, bohrt sich der Regenwurm ein, indem er die zu beseitigende Erde verdrängt, und verläßt seine Wohnröhren nur selten ganz.

b) Das Tier ohne Oberschlundganglion.

Die Experimente Friedländers an Würmern ohne Oberschlundganglion führten zu keinem klaren Ergebnis. Er entfernte bei seinen Versuchstieren das Oberschlundganglion nach Durchschneidung des Hautmuskelschlauches und teilt folgende, an allen so operierten Tieren gemachte Beobachtung mit: »Läßt man sie kriechen, so erheben sie im Augenblicke des Vorrückens der vordersten Segmente diese in starker Krümmung nach aufwärts.« Da er diese Eigentümlichkeit auch mitunter an einigen Kontrollexemplaren beobachtete, denen ein Schnitt durch den Hautmuskelschlauch beigebracht worden war, ohne Entfernung des Oberschlundganglions, so kam er zu der Feststellung, »daß entweder die fragliche Reaktion mit der Entfernung des Oberschlundganglions nichts zu tun hat und nur eine Folge der Durchschneidung des Hautmuskelschlauches ist; oder sie hängt doch mit der Entfernung des Hirns zusammen, und der Eintritt der Erscheinung nach bloßer Durchschneidung des Hautmuskelschlauches erklärt sich durch eine unabsichtliche Schädigung des Hirns oder eines von diesem oder seiner Nachbarschaft abgehenden Nerven.«

Zur Prüfung der Angaben Friedländers über das Verhalten der Würmer wandte ich zunächst die von ihm mitgeteilte Operations-

methode an. Vor dem Eingriff wurden alle Tiere auf den normalen Ablauf ihrer Reaktionen geprüft. Sodann wurden sie in 5%igem Alkohol betäubt, bis sie nach etwa 1 Stunde keine oder nur noch sehr schwache Bewegungen zeigten. Darauf wurde der Hautmuskelschlauch im 2. oder 3. Segment durchschnitten, und zwar in Richtung der Längsachse des Tieres. Ein leichter Druck auf das Vorderende läßt das Oberschlundganglion, das an seiner weißlichen Färbung sofort zu erkennen ist, hervortreten. Es wurde mit einem feinen Häkchen vom Muskelgewebe des Pharynx abgelöst und nach Durchschneidung der Schlundcommissuren entfernt. Zur weiteren Untersuchung gelangten lediglich Tiere, bei denen sich der Schnitt über höchstens 2 Segmente erstreckte.

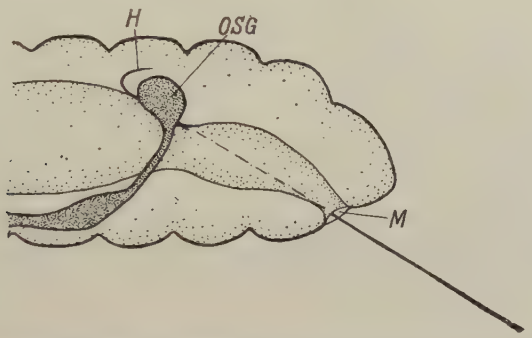

Abb. 4. Operationsmethode. Das Oberschlundganglion (*OSG*) wird mit einem Häkchen (*H*) erfaßt, um aus der Mundöffnung (*M*) hervorgezogen und entfernt zu werden.

Um die Bedeutung der Ring- und Längsmuskulatur für die zu untersuchenden Reaktionen zu ermitteln, änderte ich in einer zweiten Versuchsreihe die Methode dadurch, daß ich den Muskelschnitt quer zur dorsalen Medianlinie führte. Dabei wurden also vorwiegend die dorsalen Längsmuskelfasern durchschnitten, während im ersten Fall die Ringmuskulatur stärker verletzt wurde.

Endlich war die Anwendung einer dritten Operationsmethode erforderlich, die eine Entfernung des Oberschlundganglions ohne Durchschneidung des Hautmuskelschlauches gestattete. Während ich den Pharynx der zu operierenden Tiere durch leichten Druck nach vorn schob, führte ich eine feine, aber starke Nadel, deren Spitze zu einem Widerhaken umgebogen war, in die Mundöffnung ein und durchstach die Pharynxwand kurz hinter dem Oberschlundganglion (Abb. 4). Darauf suchte ich das Oberschlundganglion mit dem Häkchen zu erfassen und es durch die Mundöffnung aus dem zerstörten Muskelgewebe des Pharynx hervorzuziehen. Nach Durchschneidung der Schlund-

commissuren ließen sich die Ganglienknoten ohne Schwierigkeiten entfernen.

Sämtliche operierten Tiere wurden zunächst isoliert in Fließpapier gehalten und erst 5 Tage später, nachdem die Wunde verheilt war, in Erde gebracht. Die Mehrzahl von ihnen überstand den Eingriff gut; ich hielt sie noch monatelang.

Die erste Untersuchung nahm ich 1 Tag nach der Operation vor. Weitere Versuche wurden am 5. und am 10. Tage danach angestellt. Dabei ließ ich die Tiere bei diffuser Beleuchtung auf einer mit feuchtem Fließpapier belegten Glasplatte oder in einem Glasaquarium auf Erde kriechen.

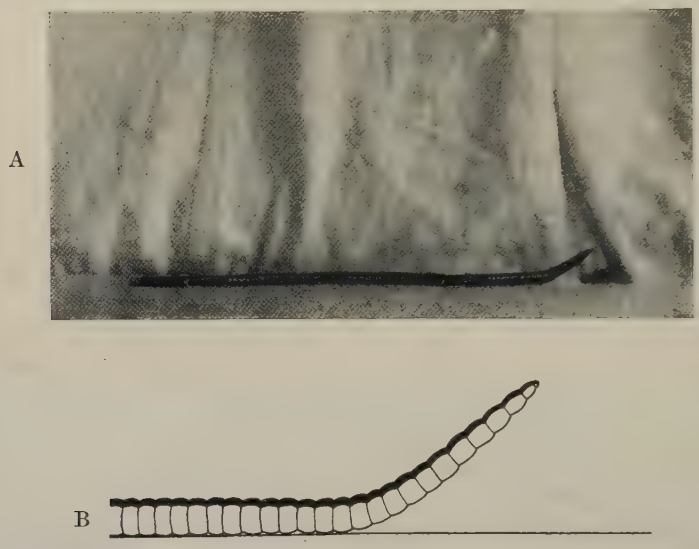

Abb. 5. Dorsalkrümmung des Vorderendes nach Entfernung des Oberschlundganglions. A Photographie, B schematische Zeichnung.

Die Versuche, bei denen die Tiere nach der Methode von Friedländer operiert worden waren, brachten eine Bestätigung der Angaben dieses Autors. Die Tiere erhoben beim Vorwärtskriechen das Vorderende steil in die Höhe, so daß sich die ersten Segmente zeitweise bis zu 4 cm vom Boden entfernten (Abb. 5). Das erhobene Vorderende blieb dabei gestreckt und zeigte nicht, wie bei Ventralkrümmung aus der Rückenlage (Abb. 2), eine gleichmäßige dorsale Einkrümmung, durch die eine Berührung der vorderen Segmente mit der Dorsalseite des Hinterendes oder dem Erdboden erfolgen würde.

Friedländer beobachtete dieses Verhalten »ausnahmslos an allen Exemplaren und meist sogar sehr auffallend«. Das war bei meinen

Versuchen nicht der Fall. Unter 14 Exemplaren behielten nur sechs Tiere das Aufwärtskrümmen dauernd bei, während alle übrigen die Erscheinung nur vereinzelt und nicht konstant zeigten. Dagegen ließ sich bei allen Tieren ausnahmslos feststellen, daß sie eine erheblich längere Zeit zum Einbohren benötigten als normale Tiere. Der normale Regenwurm bohrt sich sofort ein und ist im allgemeinen in 1—2 Minuten in der Erde verschwunden. Die in Tabelle 2 als Beispiel angegebenen Einbohrzeiten einiger enthirnter Versuchstiere, gemessen vom Augenblick der ersten Bewegung bis zum völligen Verschwinden in der Erde, lassen dagegen eine starke Verzögerung erkennen.

Tabelle 2.

Versuchstier	Einbohrzeit in Minuten
I	15
II	32
III	56
IV	30
V	37
VI	50
VII	10

Des öfteren beobachtete ich, daß die Tiere zwar versuchten, sich einzubohren, daß aber die Tendenz der vorderen Segmente, sich dorsal aufwärts zu krümmen, das Vorderende schon wenige Zentimeter von der Einbohrstelle entfernt wieder an der Erdoberfläche erscheinen ließ. Kamen die Tiere mit der Wand des Aquariums in Berührung, so versuchten sie, an ihr nach oben zu kriechen. Beides war auch bei den Tieren der Fall, die ein deutliches Aufwärtskrümmen des Vorderendes nur vereinzelt zeigten.

Der intakte Regenwurm bohrt sich, wie bereits erwähnt, sofort ein, wenn man ihm Gelegenheit dazu gibt. Dabei benutzt er besonders oft die Ecken des Aquariums oder die Glaswände, um sich an ihnen entlang einzubohren. Die Besonderheit im Verhalten unserer Versuchstiere ist daher auf den Eingriff zurückzuführen.

Kontrollexemplare, denen ein Schnitt durch den Hautmuskelschlauch beigebracht worden war, ohne das Oberschlundganglion zu entfernen oder zu verletzen, zeigten zwar ebenfalls vereinzelt ein Aufwärtskrümmen des Vorderendes beim Kriechen. Bei keinem dieser Tiere konnte ich jedoch die Erscheinung dauernd beobachten. Dagegen begannen alle sofort, sich einzubohren.

Aus dieser Tatsache ergibt sich, daß nicht etwa die Wunde am Vorderende das Einbohren verzögert, sondern daß die Entfernung des

Oberschlundganglions der maßgebende Faktor ist. Ebenso erschien es wahrscheinlich, daß auch das Aufwärtskrümmen des Vorderendes darauf beruhe und nicht als Folgeerscheinung der Durchschneidung des Hautmuskelschlauches aufzufassen sei.

Die Ergebnisse der zweiten Versuchsreihe, bei der den Tieren durch einen Schnitt quer zur Medianlinie des Körpers die dorsalen Längsmuskelfasern durchtrennt worden waren, unterstützten diese Annahme. Setzen wir voraus, daß der Schnitt durch die Muskulatur die fragliche Reaktion auslöst, so müßte diese bei einer stärkeren Verletzung der dorsalen Längsmuskulatur, deren Kontraktion das Aufwärtskrümmen des Vorderendes bewirkt, schwächer werden oder ganz ausfallen. Die Versuchstiere erhoben die vorderen Segmente jedoch in gleichem Maße. Unter 13 Exemplaren behielten fünf dieses Verhalten dauernd bei, alle übrigen zeigten es nicht mit der gleichen Regelmäßigkeit, bohrten sich aber ebenfalls erst nach längerer Zeit ein.

Unbedingte Sicherheit ergaben die Versuche der dritten Reihe. Die Entfernung des Oberschlundganglions durch die Mundöffnung schloß eine Verletzung des Hautmuskelschlauches aus. Die Wunde in der Wand des Pharynx verheilte sehr rasch, so daß die Tiere schon 1 Tag nach der Operation feuchtes Fließpapier fraßen und daß sie bei Darreichung von Erde und Laub nach 5 Tagen auch dieses Material zu sich nahmen. Ein Unterschied in den Reaktionen der so operierten Tiere gegenüber den bisher untersuchten war nicht festzustellen. Ich beobachtete bei acht unter 20 Versuchstieren ein ständiges Dorsalkrümmen der vorderen Segmente während des Vorwärtskriechens, die übrigen zeigten dieses nur vereinzelt. Die Einbohrzeiten waren auch hier erheblich länger als beim intakten Tier, das nur 1—2 Minuten dazu benötigt (Beispiele siehe Tabelle 3).

Tabelle 3.

Versuchstier	Einbohrzeit in Minuten
I	38
II	65
III	50
IV	25
V	20
VI	16
VII	25

Es ist also nicht die Durchschneidung des Hautmuskelschlauches, sondern die Exstirpation des Oberschlundganglions, die den Regenwurm veranlaßt, das Vorderende beim Kriechen dorsal aufwärts zu krümmen.

Wie oben bereits angeführt, ist der intakte Regenwurm dauernd bestrebt, auf der Ventralseite zu kriechen. Gerät er in Rückenlage, so setzen Umdrehbewegungen ein, die zumeist mit einer Einkrümmung nach der Ventralseite hin beginnen. Auch nach Verlust des Oberschlundganglions bewegt sich der Regenwurm stets auf der Bauchseite weiter und zeigt dabei das für das operierte Tier charakteristische Verhalten. Bringt man nun ein operiertes Tier in Rückenlage, so unterbleibt nicht nur jegliche Dorsalkrümmung, sondern alle Tiere krümmen das Vorderende ausnahmslos ventral ein, genau so wie intakte Tiere. Die diesen Reflex auslösenden Reize überwiegen demnach den Einfluß der Exstirpation des Oberschlundganglions auf die Bewegungen des Vorderendes. Ein weiterer Unterschied in den Reaktionen des intakten Tieres und desjenigen ohne Oberschlundganglion war in Zusammenhang mit den vorliegenden Fragestellungen nicht zu ermitteln.

Wir kommen daher zu folgendem Ergebnis: Das Fehlen des Oberschlundganglions ruft beim Regenwurm eine Zwangshaltung hervor, durch die das Vorderende des Tieres beim Kriechen dorsal hochgerichtet wird und demzufolge eine Verzögerung der Einbohrbewegungen eintritt. Im übrigen übt das Oberschlundganglion keinen erkennbaren Einfluß auf die Locomotion und die Umdrehbewegungen des Regenwurms aus.

IV. Die maßgebenden Orientierungsfaktoren.

Entsprechend den Betrachtungen des vorigen Kapitels ist die Wirkung orientierender Reize einerseits auf die Locomotion des Regenwurms und andererseits auf seine Umdrehbewegungen zu untersuchen. Bei dem in Vorwärtsbewegung befindlichen Regenwurm sind diese Faktoren im wesentlichen von Einfluß auf die Bewegungsrichtung, während ihre Bedeutung bei einer Änderung der Normallage in der Auslösung des Umdrehreflexes besteht. Beides ist im folgenden zu trennen.

a) Die Schwerkraft.

Wir beginnen mit der Untersuchung statischer Einflüsse auf die Umdrehbewegungen des Regenwurms. Da der Regenwurm keine Statocysten oder ähnliche auf Schwerkraftreize ansprechenden Sinnesorgane besitzt, die ihn über seine Lage im Raum orientieren könnten, erschien es möglich, daß ihm ein allgemeiner Lagereflex dazu dient. Wie erwähnt, vermutet v. Buddenbrock, daß die Beeinflussung innerer Organe durch die Schwerkraft von gewissen Tieren percipiert und zur Orientierung benutzt wird. Da auch kleine Teilstücke eines Regen-

wurms auf Veränderungen der Normallage mit Umdrehbewegungen reagieren, könnte bei diesem nur ein solches Organ eine statische Funktion übernommen haben, das sich im ganzen Körper gleichmäßig vorfindet. Demnach käme für den Regenwurm nur der Darm in Frage, der den Körper von vorn nach hinten durchzieht.

Befindet sich der Regenwurm in Normallage, so übt der Darm einen gewissen Druck gegen die Ventralseite aus. In Rückenlage besteht dagegen eine Druckwirkung des Darmes gegen die Dorsalseite. Nach der Annahme v. BUDDENBROCKS würde diese von der Änderung der Lage abhängige Druckwirkung des Darmes das Tier zu Reflexbewegungen veranlassen, die es in seine Normallage zurückführen.

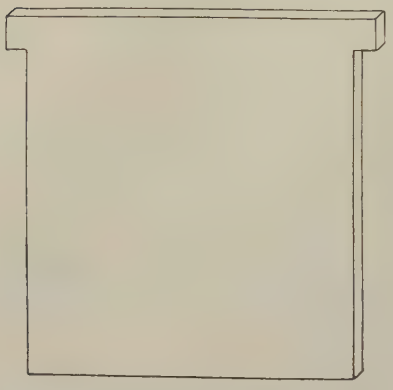

Abb. 6. Weicher Eisenkern des Elektromagneten von 0,8 cm Dicke, 20 cm Länge und 22 cm Breite. Die vorspringenden Ecken der einen Polfläche dienen zum Aufhängen.

Es mußte daher im Experiment versucht werden, eine andere Kraft als die Schwerkraft auf den Darm wirken zu lassen. Dies geschah dadurch, daß der Darm der zu untersuchenden Regenwürmer mit einem magnetisierbaren Körper angefüllt und die Schwerkraft durch eine magnetische Kraft ersetzt wurde.

Die Versuchstiere wurden mehrere Tage mit angefeuchtetem reinem Nickelpulver gefüttert; dabei hielt ich die Tiere bei Dunkelheit in Wassergläsern. Sobald sich Excremente fanden, die nur noch aus Nickelpulver bestanden, war mit Sicherheit anzunehmen, daß der Darm in seiner vollen Länge mit Nickelpulver angefüllt war. Außerdem überzeugte ich mich hiervon jedesmal nach beendetem Versuch durch Öffnen des Darmes.

Die magnetische Kraft lieferte ein Elektromagnet, dessen Polfläche ich der Körperform des Regenwurms anpaßte. Sein 0,8 cm dicker weicher Eisenkern besaß eine Länge von 20 cm und eine Höhe von 22 cm (Abb. 6). Die vorspringenden Ecken einer der beiden Polflächen dienten zum Aufhängen. Die Wickelung bestand aus 200 m isoliertem Kupferdraht von der Stärke gewöhnlichen Klingeldrahtes, der den Kern mit etwa 500 Windungen in einer Ausdehnung von 18 cm umgab. Unter Vorschaltung dreier Schieberheostaten von je 24 Ω Widerstand wurde der Elektromagnet an die mit 6 Amp. gesicherte Lichtleitung von 220 Volt

Spannung angeschlossen (Abb. 7). Ich benutzte im allgemeinen eine Stromstärke von 4,5 Amp. durch Vorschaltung zweier Widerstände von zusammen 48 Ω. Das genügte, um eine sichtbare Beeinflussung des Nickels, das in einem Schälchen probeweise in die Nähe des Magneten gebracht wurde, schon bei etwa 10 cm Entfernung herbeizuführen. Bereits bei einem Abstand von 2—3 cm sprang das Nickel den Magneten an und blieb in Büscheln an ihm hängen. Da die Regenwürmer in einen Abstand von höchstens 0,5 cm unter den Magneten gebracht wurden, war eine starke Beeinflussung des in den Darm aufgenommenen Nickels gesichert.

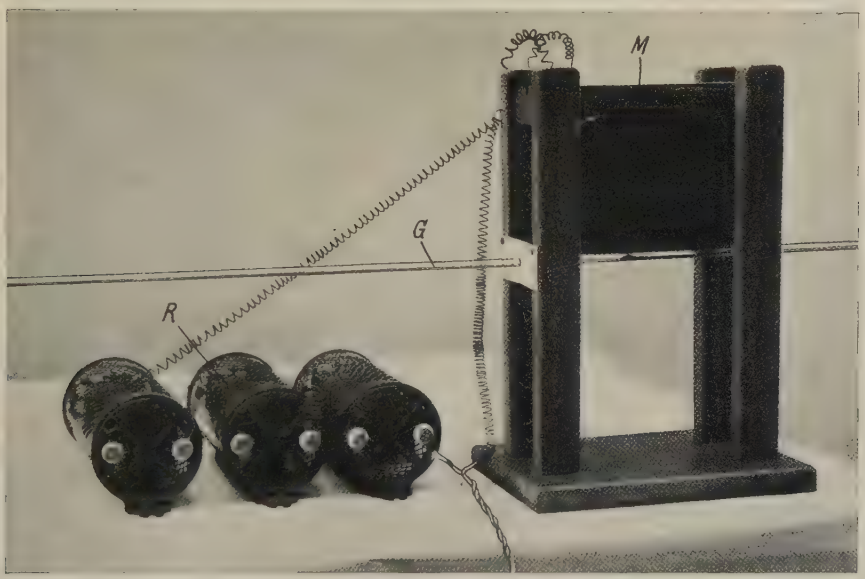

Abb. 7. Anordnung der Magnetversuche. *M* Elektromagnet, *G* Glasröhre, in der die Versuchstiere entlang kriechen, *R* Rheostat.

Zur Ausschaltung des einseitigen Berührungsreizes, der die Tiere über ihre Lage im Raume orientieren könnte, ließ ich die Würmer in angefeuchteten, engen Glasröhren kriechen, in denen eine gleichmäßige allseitige Berührung erfolgte. Dadurch wurde gleichzeitig erreicht, daß die Versuchstiere in gerader Richtung und gleichbleibender Entfernung unter dem Magneten entlang krochen. Die Glasröhren hatten eine Länge von 1,50 m und konnten unter der Polfläche des Magneten frei hin und her geschoben werden, so daß der weiterkriechende Wurm stets unter dem Einfluß des magnetischen Feldes blieb.

Da beim Kriechen in Glasröhren die Art der tactilen Reize eine andere ist als in Erde, benutzte ich bei einer Reihe von Versuchen

Glasröhren, die teilweise mit Erde gefüllt waren. Ihre lichte Weite entsprach etwa dem doppelten Durchmesser des zu untersuchenden Regenwurms. Die gleichmäßige Verteilung der Erde erreichte ich dadurch, daß ich sie in feinem Zustand durch die innen angefeuchtete Röhre fallen ließ, so daß sie an den feuchten Wänden hängen blieb. Diese Anordnung setzte den in der Röhre kriechenden Wurm zwar denselben Berührungsreizen aus wie in der Erde, erschwerte aber die Beobachtung desselben.

Deshalb benutzte ich in einer dritten Versuchsreihe folgende weiter abgeänderte Methode: Ein 3 cm breiter Streifen Fensterglas von 1,50 m Länge wurde an den Längsseiten mit je einer 2 cm hohen Holzleiste beklebt. Die so entstandene Rinne von 2 cm Breite füllte ich mit lockerer Erde und überdeckte sie mit einem zweiten Glasstreifen. Dieser ermöglichte einem in der Erde kriechenden Wurm durch sein leichtes Nachgeben ein rasches Vorwärtskommen und gewährleistete trotzdem eine allseitige Berührung. Zwar ließ sich auch hierbei der Regenwurm nicht immer während des ganzen Versuches beobachten, aber die zuletzt innegehabte Lage war nach Abnahme des oberen Glasstreifens mit Sicherheit festzustellen.

Sämtliche Versuche wurden zur Ausschaltung etwaiger Lichtreize bei schwacher diffuser Beleuchtung unternommen.

Ich orientierte die zu untersuchenden Regenwürmer so unter dem Magneten, daß ihre Dorsalseite diesem zugewandt war, sie sich also in Normallage zur Schwerkraft befanden. Nach Einschaltung des Magneten wurde das im Darm befindliche Nickelpulver von diesem angezogen. Der Darm selber übte dadurch einen Druck gegen die Dorsalseite aus. Dieser Zustand würde demjenigen entsprechen, der bei Rückenlage des Tieres zur Schwerkraft eintritt. Würde der Darm als statisches Organ dienen, so müßten bei Einschaltung des Magneten Umdrehbewegungen einsetzen, durch die die Ventralseite des Tieres dem Magneten zugewandt und die normale Druckwirkung des Darmes wiederhergestellt würde.

Das Ergebnis war bei den drei erwähnten Versuchsanordnungen dasselbe und kann demnach zusammengefaßt werden: Die nach der Annahme von v. Buddenbrock zu erwartende Reaktion konnte in keinem Fall beobachtet werden. Sämtliche Tiere krochen in der ihnen erteilten Anfangslage weiter, ohne irgendwelchen Einfluß des Magneten erkennen zu lassen.

Das berechtigt zu dem Schluß, daß die Wirkung der Schwerkraft auf den Darm des Regenwurms nicht imstande ist, das Tier zu Lage-

korrektionen zu veranlassen. Es müssen also andere Orientierungsfaktoren zur Auslösung dieser Bewegungen führen.

Immerhin aber bliebe noch die Möglichkeit bestehen, daß der Darm wenigstens eine unterstützende Wirkung ausübt. Diese müßte sich in der Weise äußern, daß ein auf dem Rücken liegendes Tier sich bei Einwirkung des Magneten von unter her beschleunigt in die Normallage zurückdrehte, daß aber bei einem Einfluß des Magneten von oben her eine Verzögerung der Umdrehbewegungen erfolgte. Zur Klärung dieser Fragen waren die Umdrehzeiten ein und desselben Tieres unter den angegebenen verschiedenen Bedingungen festzustellen.

Ich brachte die Versuchstiere, deren Darm mit Nickelpulver gefüllt war, auf dem Rücken liegend in Glasröhren von 2 cm lichter Weite, so daß bei einem Durchmesser des Tieres von höchstens 0,5 cm keine allseitige Berührung erfolgte. Ihre Umkehrgeschwindigkeit wurde gemessen ohne Einschaltung des Magneten, dann bei Einwirkung des Magneten von oben her, also der Schwerkraft entgegenwirkend, und von unten her, die Wirkung der Schwerkraft unterstützend. Nach jeder Messung wechselte ich die Methode, um den Einfluß etwaiger Ermüdungserscheinungen auf die Umkehrgeschwindigkeit möglichst gleichmäßig zur Geltung zu bringen. Da die Tiere, wie bereits erwähnt, oft zunächst längere Zeit auf dem Rücken liegen bleiben, wurde die Zeit erst vom Augenblick der ersten Bewegung an gemessen.

Die Versuche zeigten außerordentlich große Schwankungen der gemessenen Zeiten, unabhängig davon, ob der Magnet eingeschaltet war oder nicht. Das beeinträchtigt zwar die Bedeutung der Resultate, aber die in engen Grenzen bleibenden Durchschnittswerte lassen trotzdem einen Vergleich gerechtfertigt erscheinen (als Beispiele siehe Tabelle 4).

Der Unterschied zwischen den an ein und demselben Tier gewonnenen Durchschnittszahlen war ein so geringer, daß von einer Beeinflussung der Umdrehgeschwindigkeit durch eine Statocystenwirkung des Darmes nicht die Rede sein kann. Vielmehr zeigen die Ergebnisse, daß der Schwerkraft bei der Auslösung des Umdrehreflexes auch keine unterstützende Wirkung im Sinne der Annahme v. Buddenbrocks zukommt.

Es bleibt nunmehr noch übrig, den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung des Regenwurms festzustellen. Früher wurde gezeigt, daß der Regenwurm, der auf die Erdoberfläche gelegt wird, sofort beginnt, sich einzubohren. Eine Wirkung der Schwerkraft auf das Einbohren wäre in folgender Weise denkbar: Während der Regen-

Tabelle 4.

Versuchstier I			Versuchstier II		
ohne Magnet in Sek.	Magnet von oben wirksam in Sek.	Magnet von unten wirksam in Sek.	ohne Magnet in Sek.	Magnet von oben wirksam in Sek.	Magnet von unten wirksam in Sek.
27	91	29	25	—	10
69	64	20	40	50	6
86	37	55	35	9	6
131	55	—	9	6	21
124	77	120	48	—	49
8	—	100	(119)	19	52
4	42	81	8	22	40
100	52	11	36	(91)	16
54	165	—	20	37	55
—	—	—	40	29	40
—	—	—	21	—	39
67	73	59	28	25	30
—	—	—	(36)	(33)	—

Tabelle 4. Umdrehgeschwindigkeit zweier Versuchstiere, gemessen 1. ohne Einschaltung des Magneten, 2. bei Einwirkung des Magneten von oben und 3. von unten her.

wurm über die Unebenheiten des Bodens hinwegkriecht, wird er des öfteren an Vertiefungen und Löcher gelangen. Würde an diesen Stellen das Vorderende durch die Schwerkraft rein passiv abwärts gezogen, so würde das Tier beim Weiterkriechen von selbst zum Einbohren veranlaßt werden (Abb. 8). Die Beobachtung lehrt jedoch, daß die Tiere keineswegs der Schwerkraftrichtung folgen und diese Stellen der Erdoberfläche zum Einbohren bevorzugen, es sei denn, daß diese nicht nur für das Vorderende, sondern für das ganze Tier geradezu »Fallen« bilden. Daß auch da nicht der Einfluß der Schwerkraft, sondern die besondere Gestalt der Oberfläche das Einbohren bewirkt, zeigt folgende Beobachtung: Ich ließ zwischen den bereits erwähnten aufrecht stehenden Glasplatten (Abb. 1) Regenwürmer auf einer Erdschicht kriechen, deren Oberfläche unter einem

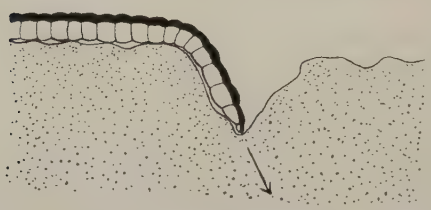

Abb. 8. An der Oberfläche kriechender Regenwurm. Wenn die Locomotion des Tieres durch die Schwerkraft beeinflußt würde, müßte diese das Vorderende in der Vertiefung des Erdbodens zum Einbohren in Richtung des Pfeiles veranlassen.

Winkel von 45° gegen die Vertikalrichtung geneigt war (Abb. 9). Dabei geriet ein nach oben kriechendes Tier in ein 2 cm tiefes Loch, das von dem aufgegebenen Einbohrversuch eines anderen Tieres herrührte. Der Wurm bohrte sich in Richtung des Pfeiles weiter ein. Hier kann von einem Einfluß der Schwerkraft nicht die Rede sein.

Auch die weiteren Versuche ergaben, daß sich die Tiere keineswegs in Richtung der Senkrechten einbohren oder einen bestimmten Winkel dazu einhalten. Ebenso spielt die Neigung der Erdoberfläche keine Rolle. Die Tiere bohren in allen Richtungen des Raumes, ohne eine Beeinflussung durch die Schwerkraft erkennen zu lassen.

Abb. 9. Kriechspur eines Regenwurms in Erde zwischen zwei aufrecht stehenden Glasplatten. Das Tier geriet beim Kriechen an der Oberfläche in eine Vertiefung und bohrte sich in Richtung des Pfeiles weiter ein. (1/4 nat. Größe.)

Trotzdem besteht immer noch die Möglichkeit, daß sie über ihre Lage zur Schwerkraft orientiert sind. Es mußte daher ein Reizmittel angewandt werden, das die Tiere zwingt, in senkrechter Richtung zu bohren, falls sie über diese orientiert sind. Als solches wurde das Wasser benutzt, das die Tiere an die Oberfläche treibt, wie später im einzelnen nachgewiesen wird.

Zu den Versuchen dienten wieder die mehrfach erwähnten, senkrecht stehenden Glasplatten (Abb. 1). Die zwischen ihnen liegende Erde wurde mit Wasser zu einem gleichmäßig dickflüssigen Schlamm gemischt. Das Ablaufen von Wasser während des Versuches wurde durch einen Gummischlauch verhindert, der die Glasplatten wasserdicht abschloß.

Die Regenwürmer begannen sofort ziellos in der Erde umherzukriechen, um dem Wasser auszuweichen. Die vier in Abb. 10 als Beispiel wiedergegebenen Kriechspuren beweisen, daß die Tiere über die nach oben führende Richtung nicht orientiert waren.

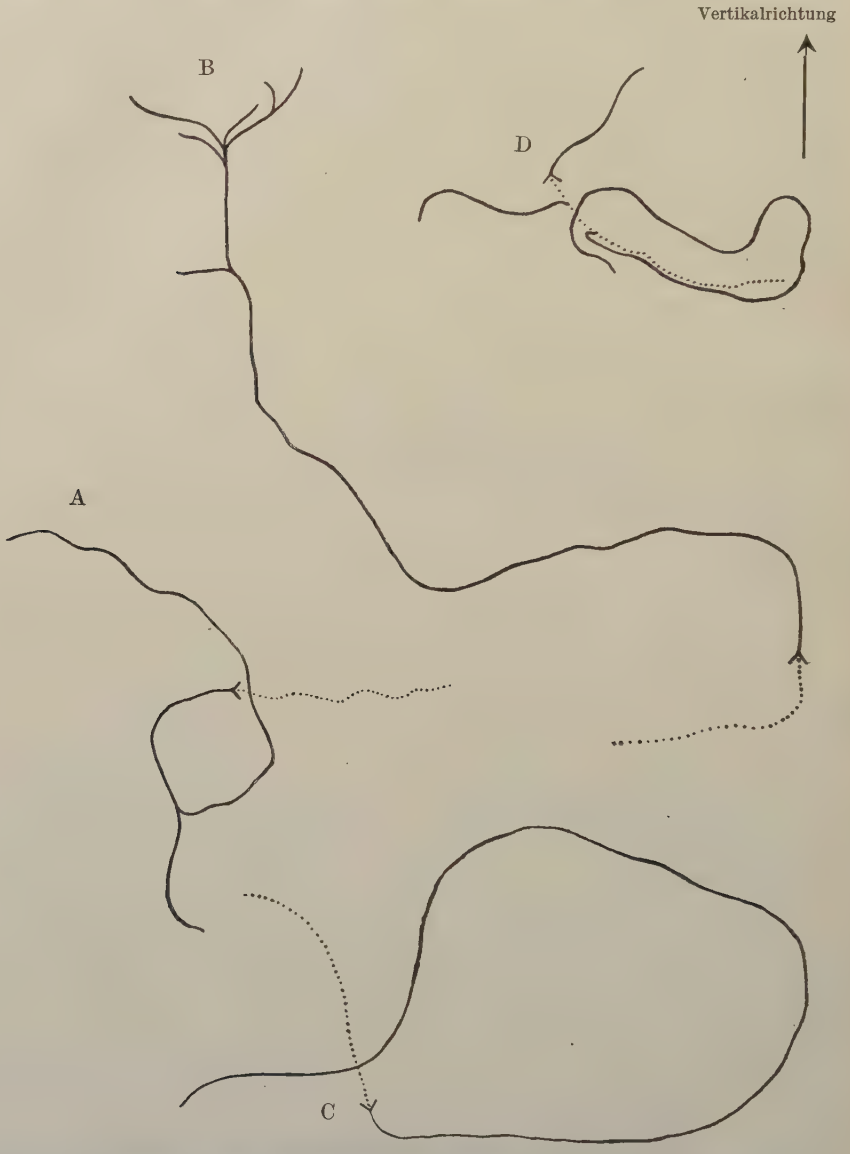

Abb. 10. Kriechspuren in stark wasserhaltiger Erde zwischen zwei aufrecht stehenden Glasplatten. ←····· Anfangslage. Die Tiere sind über die nach oben führende Richtung nicht orientiert. (1/4 nat. Größe.)

Daß die Bewegung der Regenwürmer im Erdreich in der Tat eine richtungslose ist, konnte noch durch eine weitere Versuchsreihe gezeigt werden: Ich füllte zwei Aquarien, das eine von 20 × 30 cm und das andere von 26 × 40 cm Grundfläche, bis zur Höhe von 15 cm mit Gartenerde, die ich mit Wasser zu Schlamm mischte. Auf den Boden der Gefäße brachte ich jedesmal je zehn Würmer und beobachtete bei schwacher roter Beleuchtung das Erscheinen der Tiere an der Erdoberfläche.

Die Versuche zeigten, daß die Tiere in dem größeren Aquarium die Oberfläche durchschnittlich erst später erreichten als in dem kleineren, wie die Beispiele in Tabelle 5 erkennen lassen. Dieses Ergebnis

Tabelle 5.

Anzahl der Minuten seit Versuchsbeginn	Anzahl der an der Erdoberfläche erschienenen Tiere			
	Versuch I		Versuch II	
	Aquarium mit 20×30 cm Grundfläche	Aquarium mit 26×40 cm Grundfläche	Aquarium mit 20×30 cm Grundfläche	Aquarium mit 26×40 cm Grundfläche
20	—	—	1	1
25	1		—	—
30	—	1	—	—
35	—	—	—	2
40	—	—	—	—
45	2	—	—	—
50	—	—	3	—
55	—	—	—	—
60	—	2	—	—
65	4	—	5	—
70	5	—	—	—
75	—	3		—
80	—	—	6	—
85	6		—	—
90	—	—	7	—
95	—		8	—
100	7	—	—	3
105	—	4	—	—
110	8	—	9	5
115	9	5	—	6
120	—	—	—	7
125	—	—	—	—
130	—	6	—	—
135	—	7	—	—
140	10	—	—	8
145	—	—	—	—
150	—	8	—	—

ist nur dadurch zu erklären, daß in einem größeren Gefäß die Wahrscheinlichkeit, bei richtungslosem Umherkriechen an die Oberfläche zu gelangen, geringer ist, als in einem kleineren. Es liefert also einen weiteren Beweis dafür, daß die Locomotion des Regenwurms in der Erde eine ungerichtete ist und eine Orientierung nach der Schwerkraft nicht erfolgt.

Die Versuchsergebnisse dieses Abschnittes lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Die Auslösung der bei einer Änderung der Normallage einsetzenden Umdrehbewegungen des Regenwurms wird durch die Wirkung der Schwerkraft nicht beeinflußt. Insbesondere trifft die durch v. Buddenbrock aufgestellte Theorie des allgemeinen Lagereflexes für den Regenwurm nicht zu. Auch die Orientierung über die beim Kriechen oder Bohren in der Erde einzuschlagende Richtung ist nicht auf statische Einflüsse zurückzuführen.

b) Das Licht.

Die negative Phototaxis des Regenwurms und die daraus sich ergebende Bedeutung des Lichtes für die Bewegungsrichtung wurde von Smith (1902) nachgewiesen und eingehend behandelt, so daß es sich erübrigt, näher darauf einzugehen. Jedoch fehlen Angaben über den Einfluß des Lichtes auf die Orientierung des Regenwurms um seine Längsachse.

Zur Klärung dieser Fragen stellte ich Beobachtungen im Dunkelzimmer bei schwacher roter Beleuchtung an. Ich ließ die Tiere auf einer Erdschicht oder auf feuchtem Fließpapier kriechen. Mit der gleichen Regelmäßigkeit wie bei Tageslicht bewegten sich die Tiere nur auf der Bauchseite vorwärts. Brachte ich sie in Rückenlage, so drehten sie sich ebenfalls in allen Fällen auf die Ventralseite. Auch die Umdrehgeschwindigkeit wies gegenüber den bei Lichteinfluß festgestellten Zeiten einen Unterschied nicht auf, der Rückschlüsse auf eine unterstützende Wirkung der Lichtreize zugelassen hätte. Wie dort blieben die Tiere meist mehr oder weniger lange auf dem Rücken liegen, bevor sie mit Umdrehbewegungen begannen. Es läßt sich also niemals die Willkür des Beobachters bei der Bestimmung des Zeitpunktes, von dem an die Umdrehzeit zu messen ist, ganz ausschalten. Immerhin jedoch bestätigen die zahlreichen Beobachtungen (Beispiele siehe in Tabelle 6) die Annahme, daß eine Beschleunigung der Umdrehreaktionen durch den Einfluß des Lichtes nicht stattfindet. Das Licht kommt demnach als maßgebender Orientierungsfaktor bei der Auslösung des Umdrehreflexes nicht in Betracht.

Tabelle 6.

Versuchstier	A		B		C		D	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Umdrehzeiten in Sek.	6	16	21	30	9	13	8	13
	12	4	15	36	10	32	12	2
	9	7	40	12	4	8	4	9
	24	18	33	8	—	12	5	16
	11	(39)	9	9	16	6	(21)	(38)
	17	10	7	21	21	10	—	11
	—	19	16	28	19	2	8	8
	—	—	—	42	—	4	—	—
Mittelwert in Sekunden	13	12	20	24	13	11	7	10
	—	(16)	—	—	—	—	(10)	(14)

Tabelle 6. Umdrehzeiten einiger Versuchstiere: I. im Lichte einer Rubinglaslampe, II. im Lichte einer Glühlampe von 75 Watt.

Die Versuche von Smith seien noch durch einige Beobachtungen ergänzt. Die Verfasserin stellt in ihrer Arbeit fest, daß die negative Phototaxis den Wurm veranlaßt, die dunkelsten Stellen der Erdoberfläche aufzusuchen, die er durch Versuch und Irrtum findet. Dementsprechend war anzunehmen, daß das Licht das Einbohren des Regenwurms beschleunigt und ihn gleichzeitig am Verlassen seiner Röhren hindert.

Bei Tageslicht beginnt der auf der Erde liegende Wurm sofort sich einzubohren, und ist im allgemeinen nach 1—2 Minuten in der Erde verschwunden. Versuche, die ich im Dunkelzimmer bei schwacher roter Beleuchtung anstellte, zeigten Verzögerungen der Einbohrbewegungen von durchschnittlich 10 Minuten (Beispiele siehe in Tabelle 7).

Tabelle 7.

Versuchstier	Einbohrzeit in Minuten
I	12
II	14
III	20
IV	13
V	8
VI	17
VII	9

Tabelle 7. Einbohrzeiten einiger Versuchstiere bei schwacher roter Beleuchtung, gemessen vom Augenblick der ersten Bewegung bis zum völligen Verschwinden in der Erde.

Ich beobachtete in einem Fall einen Wurm, der längere Zeit auf der Erde umhergekrochen war, ohne in diese einzudringen. Nach

16 Minuten schaltete ich im Abstand von 15 cm über dem Tier eine Glühbirne von 75 Watt ein. Das Tier zuckte momentan zusammen, begann sofort sich einzubohren und war nach 1 Minute vollständig in der Erde verschwunden. Das gleiche konnte ich nachts beobachten, wenn ich draußen die mit dem Vorderende an der Erdoberfläche liegenden Regenwürmer mit einer Laterne von mäßiger Helligkeit beleuchtete. Sobald sie von dem Lichtschein getroffen wurden, zogen sie sich blitzschnell in ihre Röhren zurück. Es ist also das Licht, das die Tiere daran hindert, auch bei Tage aus ihren Röhren an die Oberfläche aufzusteigen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über das Licht sind also folgende: Die Orientierung des Regenwurms um seine Längsachse wird durch das Licht nicht beeinflußt. Dagegen besteht eine Einwirkung des Lichtes auf das sonstige Verhalten des Regenwurms insofern, als es das Einbohren beschleunigt und die Würmer am Verlassen ihrer Röhren hindert.

c) Tactile Reize.

Es war die weitere Frage zu untersuchen, ob die Umdrehbewegungen des Regenwurms durch tactile Reize ausgelöst oder beeinflußt werden. Oben war mitgeteilt worden, daß der Regenwurm in Rückenlage das Vorderende ventral erhebt und Suchbewegungen ausführt (Abb. 2). Es erschien denkbar, daß die Bedeutung der letzteren ist, die Ventralseite der vorderen Segmente mit einem Gegenstand in Berührung zu bringen.

Eine Stütze fand diese Annahme in folgender Tatsache. Wenn die Bauchseite des erhobenen und eingekrümmten Vorderendes mit einem Laubblatt berührt wurde, so hörten die Suchbewegungen auf, und das Tier zeigte das Bestreben, auf dem Blatte weiterzukriechen. Ebenso krochen die Tiere auf der Erdoberfläche weiter, wenn sie diese nach starker Ventralkrümmung erreicht hatten (Abb. 2, D). Daraus wäre zu schließen, daß die Ventralseite des Regenwurms eine stärkere positive Thigmotaxis besitzt als die Dorsalseite. Es wäre dementsprechend nicht die Berührung des Rückens, sondern in erster Linie das Fehlen dieses Reizes auf der Ventralseite als Auslösung für den Umdrehreflex anzusehen.

Den Beweis dieser Annahme lieferte folgender Versuch: Ich füllte eine Glasröhre von 2 cm lichter Weite und 10 cm Länge mit lockerer Erde und ließ einen Wurm hineinkriechen. Es sollte erreicht werden, daß das Versuchstier die Röhre am anderen Ende wieder verließ und sein Vorderende, von keiner Seite berührt, daraus hervorragte. Selbst stärkste mechanische Reizung des Hinterendes vermochte jedoch die Tiere nicht zum Verlassen der Erde und damit zur Aufgabe der all-

seitigen Berührung zu bewegen. Daher wurde die ganze Erdsäule mit dem Versuchstier in der Röhre vorwärtsgeschoben, bis durch Abbröckeln der Erde das Vorderende frei wurde. Sämtliche Tiere krümmten darauf das Vorderende bis zur Berührung mit der Glasröhre ventral ein (Abb. 11). Dabei war es gleichgültig, ob die Krümmung je nach der Lage der Röhre nach oben, nach unten oder in der Horizontalebene erfolgen mußte. Der Versuch beweist zunächst die starke positive Thigmotaxis des Regenwurms, dann aber vor allem das Überwiegen der Ventralthigmotaxis über die der Dorsalseite. Bei dem frei aus der Röhre ragenden Vorderende genügt das Fehlen des Berührungsreizes auf der Bauchseite allein, um das Tier zum Kriechen auf der Ventralseite zu veranlassen.

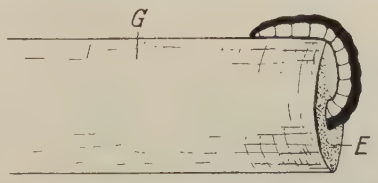

Abb. 11. Das Vorderende eines Regenwurms, das aus einer mit Erde (*E*) gefüllten Glasröhre (*G*) hervorragt und sich ventral einkrümmt.

Den Nachweis, daß das Fehlen der ventralen Berührung der einzige die Umdrehbewegungen auslösende Reiz ist, konnte ich auch noch auf folgende Weise erbringen: Ich ließ die Tiere in engen, allseitig berührenden Glasröhren auf dem Rücken liegend kriechen. Alle Versuchstiere krochen in der ihnen erteilten Anfangslage weiter, ohne sich auf die Bauchseite umzudrehen. Bringt man dagegen, wie bereits oben angegeben, die Tiere in Röhren, deren lichte Weite den Körperdurchmesser übertrifft, so erfolgt stets ein Umdrehen in die Normallage.

Das Ergebnis dieser Versuche scheint in Widerspruch zu stehen mit der leicht auszuführenden Beobachtung, daß die Würmer im horizontalen Teil ihrer Röhren im allgemeinen auf der Bauchseite kriechen. Doch zeigt die genaue Untersuchung, daß die Tiere in ihren Röhren nicht allseitiger Berührung ausgesetzt sind, da deren Weite dem Umfang der Würmer bei stärkster Kontraktion, wie sie beim Bohren erfolgt, entspricht. Es bleibt ihnen also das Fehlen oder Vorhandensein des ventralen Berührungsreizes zur Orientierung.

Zusammenfassend dürfen wir aus vorstehenden Resultaten schließen, daß das Fehlen tactiler Reize auf der Bauchseite der einzige Orientierungsfaktor ist, der die Umdrehbewegungen des Regenwurms zur Wiederherstellung der Normallage auslöst.

d) Das Wasser.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß die Regenwürmer nach starken Regenfällen auch bei Tage die Erde verlassen; sie verdan-

ken diesem Verhalten ihren Namen. Da es denkbar wäre, daß das Erscheinen an der Oberfläche auf irgendwelche das Regenwetter begleitende Umstände zurückzuführen sei, etwa auf den größeren Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre oder eine trübere Beleuchtung, ist zunächst nachzuweisen, daß es in der Tat das Wasser ist, das die Tiere in diesen Fällen an die Oberfläche treibt. Erst dann kann die weitere Frage gestellt werden, welche Eigenschaften des Wassers im einzelnen diese Reaktion des Regenwurms hervorrufen.

Zu diesem Zweck hielt ich eine größere Anzahl Regenwürmer 2 Tage lang in gewöhnlicher Gartenerde, um sie an diese zu gewöhnen. Ein Aquarium von 30 × 20 cm Grundfläche füllte ich bis zur Höhe von 15 cm mit einem Teil dieser Erde, nachdem ich jedesmal vorher je 15 Würmer hineingebracht hatte. Ich ließ die Tiere zunächst einige Stunden im Dunkelzimmer unbehelligt stehen, um die nicht zu vermeidenden mechanischen Reize abklingen zu lassen. In dieser Zeit zeigte sich trotz Ausschaltung der Lichtreize bei Beleuchtung durch eine Rubinglaslampe keines der Tiere an der Erdoberfläche. Danach übergoß ich die Erde mit Wasser, bis dieses etwa 1 cm über der Erde stand. Auf diese Weise untersuchte ich in sieben Versuchen 105 Tiere mit folgendem Ergebnis: Nach Verlauf von $1^1/_2$ Stunden waren von je 15 Versuchstieren durchschnittlich 13 an der Erdoberfläche erschienen. Auch die übrigen verließen die Erde nach mehr oder weniger kurzer Zeit mit zwei Ausnahmen unter sämtlichen Tieren. Da sich einige Tiere zeitweise wieder in die Erde zurückzogen, wurden alle Tiere bei ihrem ersten Erscheinen an der Erdoberfläche dem Aquarium entnommen, so daß eine Doppelzählung vermieden wurde.

Das Versuchsergebnis berechtigt zu der Annahme, daß nicht die bei Regenfällen auftretenden Begleiterscheinungen, sondern daß nur das Wasser selbst die Bewegung der Würmer auslöst.

Wir kommen damit zur Untersuchung der Frage, welche vom Wasser ausgeübten Reize das Erscheinen der Regenwürmer auf der Oberfläche bedingen. Es bestehen folgende Möglichkeiten:

1. Es wäre denkbar, daß ein Unterschied des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit gegenüber dem des umgebenden Wassers zu einem Flüssigkeitsaustausch und dadurch zu einer Beunruhigung der Tiere führte, die diese zur Flucht veranlaßt.

2. Das in die Erde eindringende Wasser könnte in seiner chemischen Zusammensetzung durch Bodensalze verändert werden, so daß seine saure oder alkalische Beschaffenheit die Reaktion des Regenwurms auslöst.

3. Der Sauerstoffgehalt des Wassers wird nach Merker beim Durchsickern durch die Erde vermindert, und es erscheint möglich, daß der verminderte Sauerstoffgehalt die Tiere an der Oberfläche bessere Atmungsverhältnisse aufsuchen läßt.

4. Der mechanische Reiz des Wassers könnte als Auslösungsreiz angesehen werden.

1. Die osmotische Wirkung des Wassers.

Bevor wir den Einfluß der Osmose auf die Locomotion des Regenwurms untersuchen, ist festzustellen, ob bei abweichender Konzentration der Körperflüssigkeit von der des umgebenden Wassers eine osmotische Abgabe bzw. Aufnahme von Flüssigkeit durch den Regenwurm stattfindet.

Ich entnahm die zu untersuchenden Tiere der Erde und reinigte sie vorsichtig unter Vermeidung stärkerer Reize mit Fließpapier. Nach Feststellung ihres Gewichtes brachte ich sie in eine Lösung von bestimmter Konzentration, in der sie im allgemeinen 30 Minuten verblieben. Hierauf wurden sie erneut mit Fließpapier gereinigt und gewogen. Während der Wägung bedeckte ich die Tiere mit einem Glasschälchen, um ein Verdunsten des Wassers zu vermeiden.

Im ersten Versuch verwandte ich eine Lösung von 65 g NaCl, 2 g KCl, 2 g $CaCl_2$ und 2 g $NaHCO_3$ in 5 l Wasser. Sie entspricht der doppelten Konzentration einer froschisotonischen Ringer-Lösung mit einem Zusatz von $NaHCO_3$, ähnlich dem der Ringer-Locke-Lösung. In den weiteren Versuchen wurden stärker verdünnte Lösungen benutzt, die jedoch in ihrer Zusammensetzung auf obige Grundlösung zurückgingen.

Versuch I: Das Gewicht von sechs intakten Regenwürmern betrug nach der Reinigung mit Fließpapier zusammen 29,50 g. Die Tiere blieben 30 Minuten in der Ausgangslösung; danach wurde ihr Gewicht mit 27,15 g festgestellt. Das bedeutet eine Abnahme des Körpergewichtes um 2,35 g oder 8%.

Zum Versuch II benutzte ich eine Lösung von $^1/_2$ Konzentration. In dieser wurde nach 30 Minuten bei sieben Würmern ein Gewichtsverlust von 1,65 g festgestellt. Das entspricht bei einem Anfangsgewicht von 31,50 g einer Abnahme von 5,3%. Bei einer Lösung von $^1/_3$ Konzentration im Versuch III zeigten sieben Würmer nach 30 Minuten eine Gewichtsverminderung von 32,40 g auf 31,80 g, also um 1,9%. Eine weitere Verdünnung der Lösung auf $^1/_4$ im Versuch IV bewirkte bei sieben Würmern nach 30 Minuten eine Abnahme von 33,60 g auf 33,20 g um 1,2%. Sechs Würmer, deren ursprüngliches Gewicht 29,60 g be-

trug, verloren in einer auf $^1/_6$ verdünnten Lösung im Versuch V noch 0,10 g oder 0,3% ihres Körpergewichtes, während sich im Versuch VI bei einer auf $^1/_8$ verdünnten Lösung das Gewicht von fünf Würmern in 30 Minuten mit 23,40 g als konstant erwies.

Die so gewonnenen Zahlen stellen nicht das Maximum der Gewichtsabnahme dar, da die Versuche nach 30 Minuten abgebrochen wurden. Im Versuch II nahmen beispielsweise die sechs Versuchstiere, deren Gewichtsverlust in den ersten 30 Minuten 5,3% betrug, nach weiteren 70 Minuten in derselben Lösung noch 0,75 g oder 2,4% des Anfangsgewichtes ab. Dieser Prozentsatz bleibt also in mehr als der doppelten Zeit weit unter dem in den ersten 30 Minuten festgestellten Satz. Weitere Versuche bestätigten dieses Resultat und führten zu der Feststellung, daß die Hauptwirkung der Osmose in den ersten 30 Minuten stattfindet. Da es in diesem Zusammenhang nicht auf absolute Zahlen ankommt, sondern nur auf Vergleichswerte, genügen die nach einer Versuchsdauer von 30 Minuten gewonnenen Ergebnisse.

Ihre Zusammenstellung in Tabelle 8 läßt eine Abhängigkeit der Gewichtsabnahme vom Konzentrationsgrad der Lösungen erkennen. Obwohl dieses Funktionsverhältnis schon auf eine Osmosewirkung hindeutet, läßt ein der Versuchsanordnung notwendigerweise anhaftender Mangel diese noch zweifelhaft erscheinen.

Tabelle 8.

Versuch	Konzentration der Lösung	Anzahl der Tiere	Anfangsgewicht in g	Endgewicht nach 30 Min. in g	Abnahme in g	Abnahme in %
I	1	6	29,50	27,15	2,35	8
II	$^1/_2$	7	31,50	29,85	1,65	5,3
III	$^1/_3$	7	32,40	31,80	0,60	1,9
IV	$^1/_4$	7	33,60	33,20	0,40	1,2
V	$^1/_6$	6	29,60	29,50	0,10	0,3
VI	$^1/_8$	5	23,40	23,40	—	—

Es wurden bei einzelnen Würmern Ausscheidungen aus dem Darm festgestellt, während die Tiere sich in den verschiedenen Lösungen befanden. Soweit diese in Form fester Excremente auftraten, wurden sie bei der Wägung berücksichtigt; handelte es sich dagegen um flüssige Stoffe, so war das unmöglich. Auch konnte die durch erhöhte Drüsentätigkeit und durch die Behandlung mit Fließpapier entstehende Gewichtsverminderung nicht berücksichtigt werden. Es wäre denkbar, daß die durch Ausscheidungen bewirkte Abnahme mit wachsender Kon-

zentration des umgebenden Mediums zunimmt und eine Osmosewirkung überhaupt nicht stattfindet. Dieser Zweifel wurde erst behoben durch Versuche mit Wasser, das im Vergleich zur Körperflüssigkeit des Regenwurms hypotonisch ist.

Die Methode war die gleiche wie bei den oben erwähnten Wägungen. Sechs Würmer, deren Anfangsgewicht 29,75 g betrug, zeigten nach einem Aufenthalt von 30 Minuten in Wasser eine Gewichtszunahme von 1,61 g oder 5,4% des ursprünglichen Gewichtes. Ein zweiter Versuch ergab bei sechs Tieren in 35 Minuten eine Gewichtssteigerung von 30,95 g auf 32,53 g, also um 5,2%. Nach einer Zeit von 60 Minuten erfuhr das Gewicht von fünf Würmern eine Erhöhung von 1,65 g. Das bedeutet bei einem Anfangsgewicht von 29,05 g eine Zunahme um 5,7%. Endlich ermittelte ich bei sechs Würmern nach 2 Stunden eine Zunahme von 7,3% gegenüber dem ursprünglichen Gewicht von 30,93 g. Die Veränderung ist demnach auch hier in den ersten 30 Minuten am stärksten.

Auch diese Zahlen sind keineswegs absolut zu werten. Immerhin zwingt die Tatsache der Gewichtszunahme überhaupt zu dem Schluß, daß eine Osmosewirkung stattfindet.

Dagegen läßt diese Versuchsmethode keine direkten Rückschlüsse auf die Konzentration der Körperflüssigkeit zu. Diese beträgt bei einem Gefrierpunkt von $-0{,}31\,^{\circ}$C $^2/_3$ der Konzentration des Froschblutes (Stenius 1903, Adolph 1927), entspricht also der auf $^1/_3$ verdünnten Ausgangslösung in unseren Versuchen (65 g NaCl, 2 g KCl, 2 g $CaCl_2$, 2 g $NaHCO_3$ in 15 l Wasser gelöst). Demnach ist die Lösung, in der das Gewicht der Tiere als konstant ermittelt wurde, schon als hypotonisch anzusehen, wobei anzunehmen ist, daß die auf Osmose zurückzuführende Gewichtszunahme von der durch Ausscheidungen bedingten Abnahme ausgeglichen wird.

Betrachten wir daraufhin erneut die Resultate der Versuche I bis VI, wie sie Tabelle 8 wiedergibt. Danach ist in der isotonischen Lösung noch eine Gewichtsabnahme von 1,9% zu verzeichnen, die nicht durch osmotische Wasserabgabe zu erklären ist. Dieser Prozentsatz ist demnach von den gefundenen Werten in Abzug zu bringen, wenn man die durch Osmose hervorgerufene Gewichtsabnahme ermitteln will.

Als Ergebnis unserer Voruntersuchungen ist festzustellen: Befindet sich der Regenwurm in einer Flüssigkeit, deren Konzentration von der der Körperflüssigkeit abweicht, so findet ein osmotischer Ausgleich statt. Die dadurch bewirkte Gewichtszunahme oder -abnahme ist abhängig von der Zeit und dem Konzentrationsgrad der Flüssigkeit.

Zwecks Untersuchung des Einflusses der Osmose auf die Locomotion der Regenwürmer füllte ich ein Glasgefäß von 20 × 30 cm Grundfläche mit Gartenerde bis zur Höhe von 15 cm und brachte 15 Würmer in diese hinein. Nachdem sich die Tiere 2 Tage lang eingewöhnt hatten, übergoß ich die Erde mit einer der Körperflüssigkeit des Regenwurms isotonischen Lösung. Es zeigte sich, daß bei Ausschaltung des Lichtes im Verlauf von 2 Stunden 13 Tiere an der Oberfläche erschienen waren und nach weiteren 50 Minuten auch die beiden übrigen Tiere. Auch in weiteren Versuchen erschienen sämtliche Tiere an der Erdoberfläche.

Der Einfluß der Osmose war durch die Wahl der Flüssigkeit ausgeschlossen; das zwingt zu dem Schluß, daß die Osmose nicht der ausschlaggebende Reiz ist, der die Bewegung der Tiere auslöst. Ob sie die Wirkung anderer Faktoren unterstützt, bedarf noch der Untersuchung.

Besteht ein unterstützender Einfluß der Osmose, so muß er sich in der Geschwindigkeit geltend machen, mit der die Tiere sich in der Erde vorwärts bewegen und an der Oberfläche erscheinen. Die Ausschaltung osmotischer Reize müßte eine Verzögerung dieser Bewegung zur Folge haben, während ihre Verstärkung eine raschere Locomotion und dadurch eine Erhöhung der Wahrscheinlichkeit, an die Oberfläche zu gelangen, bewirken müßte.

Die Versuche wurden in folgender Weise angestellt: Drei Aquarien von 30 × 20 cm Grundfläche wurden bis zur Höhe von 15 cm mit Gartenerde gefüllt. Die Erde des einen Gefäßes wurde mit einer der Körperflüssigkeit des Regenwurms isotonischen Lösung übergossen, die des zweiten mit einer hypertonischen Lösung von der Ausgangskonzentration und die des dritten mit Wasser, das in bezug auf die Körperflüssigkeit des Regenwurms hypotonisch war. Flüssigkeit und Erde wurden miteinander vermengt, so daß sich ein zähflüssiger Schlamm ergab, der eine gleichmäßige Verteilung der Lösung gewährleistete. Von den zu untersuchenden Tieren wurden darauf je zehn auf den Boden der drei Gefäße gebracht. Im Lichte einer Rubinglaslampe wurde in Abständen von je 5 Minuten festgestellt, wieviel Tiere die Oberfläche erreicht hatten. Da in allen drei gleichzeitig laufenden Versuchen außer dem unterschiedlichen Konzentrationsgrad der Lösungen die gleichen Bedingungen herrschten, gestatteten die Zeiten, nach denen die Tiere an der Oberfläche erschienen, einen Vergleich der von den verschiedenen Lösungen ausgeübten Wirkung.

Die in Tabelle 9 zusammengefaßten Ergebnisse einer dieser Versuchsreihen zeigen, daß die Anzahl der an der Oberfläche erschienenen Tiere bei isotonischer Lösung dauernd hinter den bei hypertonischer und

Tabelle 9.

Anzahl der Minuten seit Versuchsbeginn:	Anzahl der an der Erdoberfläche erschienenen Tiere		
	Versuch mit hypertonischer Lösung	Versuch mit isotonischer Lösung	Versuch mit Leitungswasser (hypotonisch)
10	—	—	1
20	—	—	—
30	—	—	—
40	2	1	—
50	3	—	3
60	—	—	—
65	—	2	5
70	4	—	—
75	5	—	—
80	6	3	6
85	7	—	—
90	—	—	7
95	—	—	8
100	8	—	—
110	—	4	9
115	9	—	—
120	—	—	—
145	—	—	—
150	—	6	—

Tabelle 10.

Anzahl der Minuten seit Versuchsbeginn	Anzahl der an der Erdoberfläche erschienenen Tiere	
	Versuche mit isotonischer Lösung	Versuche mit Leitungswasser (hypotonisch)
5	—	—
10	4	12
15	4	12
20	10	31
25	13	32
30	22	45
35	26	46
40	39	59
45	45	65
50	61	77
55	63	80
60	72	89
65	82	94
70	82	94
75	83	94
80	85	98
85	86	98
90	88	99

bei hypotonischer Lösung festgestellten Zahlen zurückblieb. In Abb. 12 gibt die gestrichelte Kurve das Resultat des Versuches mit isotonischer Lösung wieder, die punktierte das bei hypertonischer Lösung und die ausgezogene das mit Wasser erzielte Ergebnis. Das stärkere Ansteigen der punktierten und der ausgezogenen Kurve veranschaulicht die Tat-

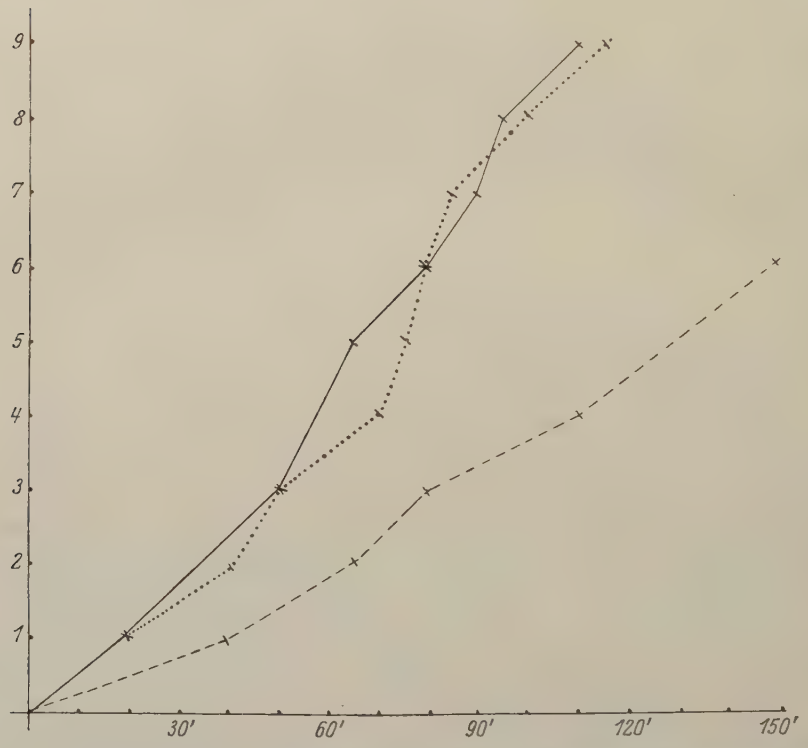

Abb. 12. Die Kurven zeigen, in welchen Zeiten die Tiere nach Übergießen des Versuchsgefäßes mit verschieden konzentrierten Lösungen die Oberfläche erreichten. Auf der Senkrechten ist die Anzahl der Würmer, auf der Wagerechten die Zeit abgetragen. —— Versuch mit Leitungswasser, ... mit hypertonischer Lösung, ----- mit isotonischer Lösung. In Leitungswasser und in hypertonischer Lösung erschienen die Tiere rascher an der Oberfläche als in isotonischer Lösung.

sache, daß die Tiere in den betreffenden Lösungen rascher an der Erdoberfläche erschienen.

Weitere Versuche bestätigten dieses Ergebnis. Da es besonders darauf ankommt, die Wirkung des Wassers im Vergleich zu der einer isotonischen Lösung festzustellen, wurde in oben geschilderter Weise eine größere Anzahl von Versuchen unternommen. Es gelangten in 16 Versuchen insgesamt 240 Tiere zur Untersuchung, in jeder Lösung 120. Nach 90 Minuten wurde die Beobachtung jedesmal abgebrochen,

da sich in dieser Zeit ein sicheres Resultat erreichen ließ. Früher wurde gezeigt, daß die Hauptwirkung der Osmose in den ersten 30 Minuten stattfindet; dementsprechend ist auch hier der zu Beginn der Versuche auftretende Unterschied in erster Linie zu werten.

Tabelle 10 gibt die Resultate dieser beiden Versuchsreihen an. Sie läßt erkennen, wieviel Versuchstiere nach verschiedenen Zeiten die Oberfläche erreicht hatten und zeigt, daß deren Zahl bei isotonischer Lösung ständig geringer bleibt als bei Wasser.

Diese Ergebnisse berechtigen zu folgendem Schluß: Befindet sich der Regenwurm in Erde von starkem Wassergehalt, so findet ein osmotischer Ausgleich zwischen der Körperflüssigkeit des Regenwurms und dem umgebenden Wasser statt. Dieser Reiz veranlaßt den Regenwurm, sein richtungsloses Umherkriechen in der Erde beschleunigt auszuführen, wodurch sich die Wahrscheinlichkeit erhöht, an die Erdoberfläche zu gelangen.

2. Der chemische Reiz des Wassers.

Zu den Versuchen über den chemischen Reiz des Wassers wurde prinzipiell die gleiche Methode angewandt wie zur Untersuchung der Osmosewirkung des Wassers. Ich benutzte dabei Flüssigkeiten, deren Wasserstoffionenkonzentration ich ungefähr zwischen den unter natürlichen Bedingungen vorkommenden Grenzen variieren ließ, und zwar zwischen $p_H = 4{,}4$ und $p_H = 9{,}5$. Die p_H-Bestimmung geschah erst, nachdem das Gemisch von Flüssigkeit und Erde 1 Tag lang gestanden hatte, eine Änderung der chemischen Beschaffenheit also nicht mehr zu erwarten war.

Die Versuche zeigten zunächst, daß auch unter diesen Bedingungen alle Tiere an der Erdoberfläche erschienen. Weiterhin jedoch konnte weder bei saurer noch bei alkalischer Reaktion des Bodenwassers eine Verzögerung oder eine Beschleunigung dieser Bewegung beobachtet werden. Auch zeigten die Tiere in diesen Flüssigkeiten keine besondere Beunruhigung, wie das etwa bei stark hypertonischen Lösungen der Fall war.

Wir dürfen daher schließen, daß die Wasserstoffionenkonzentration des Wassers innerhalb der unter normalen Bedingungen vorkommenden Grenzen ohne Einfluß auf die Locomotion der Regenwürmer und ihr Erscheinen an der Erdoberfläche ist.

3. Der Sauerstoffgehalt des Wassers.

Es ist zunächst erforderlich, die mehrfach erwähnten Versuche von Merker genauer zu erörtern. Merker nimmt an, daß die Tiere durch das Bodenwasser in Atemnot versetzt werden und daß diese sie

an die Oberfläche fliehen läßt. Beweise für das Auftreten der Atemnot gibt er jedoch nicht; denn der Befund, daß das Wasser beim Durchsickern durch die Erde einen Teil seines Sauerstoffgehaltes verliert, beweist noch nicht, daß die Würmer unter dieser verminderten Sauerstoffspannung Atemnot leiden.

Ebenso dürfte auch folgender Versuch keine Sicherheit über den schädigenden Einfluß sauerstoffarmen Sickerwassers geben. Merker füllte zwei Gefäße mit Wasser, das durch eine Erdsäule hindurchgesickert war und dadurch einen gewissen Prozentsatz seines Sauerstoffgehaltes verloren hatte. In diesem Wasser hielt er Regenwürmer, nachdem er in dem einen Gefäß zuvor wieder Sauerstoff gelöst hatte, und teilt über deren Verhalten mit: »Ich konnte nicht beobachten, daß das Sickerwasser an sich einen schädigenden Einfluß auf die Würmer hatte. Der Wurm in sauerstoffreichem Wasser überlebte und hielt sich noch wochenlang unter meiner Kontrolle; danach beachtete ich ihn nicht mehr. Der andere aber in Sickerwasser mit geringem Sauerstoffgehalt gebärdete sich sehr erregt und starb unter den Erscheinungen der Erstickung. Wir dürfen also schließen, daß Sickerwasser an sich nicht schädigt, und daß nur sein geringer Sauerstoffgehalt es gefährlich macht.«

Zunächst bleibt es der Willkür des Beobachters überlassen, die auftretenden Erscheinungen als »Erscheinungen der Erstickung« zu deuten. Zum anderen dürfte es kaum möglich sein, auf Grund eines Versuches an einem einzigen Wurm bestimmte Schlüsse zu ziehen. Auch die Angabe Merkers, daß seine Versuchsergebnisse nicht gegen seine Annahme sprechen, kann nicht als Beweis für deren Gültigkeit angesehen werden.

Merker teilt weiterhin mit, er habe verschieden große Würmer in reinem flachen Wasser wochen- und monatelang halten können, sofern er nur das Wasser öfters gewechselt habe. Auch in ungewechseltem Wasser konnte er manchen Wurm über 1 Woche lang halten. In Wasser mit erdigem Grund hielten sich die Tiere nicht so lange. Da Merker keine Zahlen angibt, prüfte ich diese Mitteilung in einer Reihe von Vorversuchen.

An einem sonnenlosen Kellerfenster stellte ich zwei bis zur Höhe von 14 cm mit Wasser gefüllte Glasgefäße auf, von denen das eine mit dauernder, starker Durchlüftung versehen wurde. In jedem dieser Gefäße hielt ich sechs kräftige Würmer.

Nach 4 Tagen hatte im durchlüfteten Wasser ein Tier das Hinterende abgeschnürt und bewegte sich auch bei starker Reizung nicht mehr, es wurde entfernt. Nachdem am 7. Tage ein zweites Tier die hinteren

Segmente abgeworfen hatte, wurde nach 8 Tagen ein drittes ohne Hinterende und ein totes Tier aufgefunden. Die beiden übrigen Tiere starben nach 26 bzw. 28 Tagen.

Im undurchlüfteten Wasser fand ich am 3. Tage eines der Tiere völlig regungslos, sein dorsales Blutgefäß pulsierte jedoch noch schwach. Das Tier wurde dem Wasser entnommen. Die übrigen fünf Tiere lebten noch nach 45 Tagen, hatten keinerlei Abschnürungen vorgenommen und zeigten ein normales Verhalten. Danach wurde der Versuch abgebrochen.

In einer zweiten Versuchsreihe benutzte ich drei 15 cm hoch mit Erde gefüllte Aquarien. Diese Erde wurde mit Wasser übergossen und gut durchmischt; danach stand der Wasserspiegel noch etwa 4 cm über der Erdoberfläche. In die Erde wurden insgesamt 17 Würmer hineingebracht. Das Licht schaltete ich durch Aufstellen der Gefäße im Dunkelzimmer aus. In den ersten Tagen versuchten die Tiere, dem Wasser durch Emporkriechen an den Glaswänden des Aquariums zu entkommen, doch bald gewöhnten sie sich ein und lagen dann zumeist ruhig an der Erdoberfläche im Wasser.

Sämtliche 17 Tiere hielten sich unter meiner ständigen Kontrolle 40 Tage lang, ohne irgendwelche Schädigungen erkennen zu lassen; danach brach ich den Versuch ab.

Diese Resultate stehen in gewissem Gegensatz zu denen von Merker. Sie zeigen, daß sich Regenwürmer in Wasser mit erdigem Grund ebenso lange zu halten vermögen wie in solchem ohne Verbindung mit Erde. Stellen sie damit die Annahme Merkers von der ausschlaggebenden Bedeutung des Sauerstoffgehaltes des Bodenwassers für die Bewegung der Regenwürmer an die Oberfläche zumindest in Zweifel, so liefern sie allerdings noch nicht den Beweis dafür, daß ein solcher Einfluß nicht besteht. Dieser wurde durch eine weitere Versuchsreihe erbracht. Sie beruhte auf folgendem Grundgedanken:

Wenn es gelang, die in der Erde befindlichen Tiere durch ein anderes Mittel als das Wasser nachweisbar in Atemnot zu bringen, so müßten sie, wenn Merker recht hätte, hierdurch ebenfalls zum Aufsuchen der Erdoberfläche veranlaßt werden. Ein gegenteiliges Verhalten würde die Annahme Merkers als irrig erweisen.

Zur Ausführung dieser Versuche benutzte ich ein durch aufgeschliffenen Deckel fest verschließbares Glasgefäß. Dieses wurde bis zur Höhe von 15 cm mit Gartenerde gefüllt und mit einer Anzahl Regenwürmer besetzt. Durch ein Metallrohr, das durch die Öffnung eines Gummistopfens im Deckel oberhalb der Erde mündete, konnte aus

einer Bombe Stickstoff zugeführt werden. Ein weiteres Rohr, das bis an die Oberfläche der Erde reichte, diente zur Zuleitung von Wasser. Während von oben her Stickstoff in das Gefäß eingeleitet wurde, konnte die im Verhältnis zum Stickstoff schwerere Luft durch ein am Boden des Gefäßes mündendes drittes Metallrohr nach außen entweichen. Ein Verstopfen dieses Rohres durch Erdeteilchen wurde durch Drahtgaze, die die Öffnung bedeckte, vermieden. Das entweichende Gasgemisch wurde aufgefangen und gestattete eine ständige Kontrolle der im Gefäß herrschenden Sauerstoffkonzentration. Diese wurde nach der Jordanschen Methode der Sauerstoffanalyse mit der Utrechter Gaspipette ausgeführt.

Im Versuch I wurde die Stickstoffzufuhr so stark gewählt, daß die Analysen nach 90 Minuten keinen Sauerstoffgehalt mehr nachweisen ließen. Die von mir zu Versuchsbeginn in die Erde hineingebrachten Tiere waren demnach mit Sicherheit in Atemnot. Die ständige Beobachtung des Versuches ergab, daß bis zum Abend nach Verlauf von 8 Stunden keines der Tiere an der Erdoberfläche erschienen war. Ebenso wurde auch kein Wurm in der Erde an der Glaswand beobachtet. Über Nacht und an den beiden folgenden Tagen änderte sich daran nichts. Darauf wurde der Versuch am 3. Tage abgebrochen und das Gefäß geöffnet. Die Tiere lagen noch nahezu an der gleichen Stelle, an die sie zu Beginn des Versuches gebracht worden waren, und waren ausnahmslos tot. Da außer den veränderten Gasverhältnissen alle Lebensbedingungen normale waren, ist der Tod auf Sauerstoffmangel zurückzuführen. Weitere Versuche führten zu demselben Ergebnis.

Es ließe sich einwenden, daß die Tiere durch den plötzlichen Sauerstoffmangel so stark betäubt werden könnten, daß ihnen eine Vorwärtsbewegung nicht mehr möglich ist. Ich ließ daher in einem zweiten Versuch die Sauerstoffspannung bei sonst gleicher Versuchsanordnung weniger rasch abnehmen. Nach Erniedrigung des Sauerstoffgehaltes auf 12% wurde die Stickstoffzuleitung 30 Minuten lang unterbrochen. Darauf reduzierte ich den Prozentsatz auf 4,7% und ließ diesen Zustand ebenfalls 30 Minuten bestehen. Erst dann wurde auch der restliche Sauerstoff verdrängt. Das Ergebnis blieb jedoch das gleiche wie im Versuch I.

Obiger Einwand wurde weiterhin durch einen dritten Versuch behoben. Ich wählte die Stickstoffzuführung so, daß nach 2 Stunden kein Sauerstoff mehr im Gefäß nachzuweisen war. Weitere 5 Stunden später, während derer kein Tier an der Oberfläche oder an der Glaswand zu beobachten war, wurde der Versuch unterbrochen und das

Gefäß geöffnet. Die Tiere hatten sich wenig aus der Anfangslage entfernt, zeigten jedoch völlig normales Verhalten und reagierten auf mechanische Reize mit derselben Lebhaftigkeit wie zu Versuchsbeginn. Die Schädigung durch den Sauerstoffmangel ist also innerhalb der für das Erreichen der Oberfläche erforderlichen Zeit nicht so groß, als daß den Tieren eine Locomotion in der Erde unmöglich wäre.

Im Versuch IV erleichterte ich den Tieren das Auffinden der Erdoberfläche dadurch, daß ich sie veranlaßte, sich zunächst selbst einzubohren, so daß ihre Röhren an der Oberfläche mündeten. Auch hierbei änderte sich das frühere Ergebnis nicht.

Schließlich lieferte Versuch V ein Resultat von unbedingter Beweiskraft. Es befanden sich zehn Würmer in der Erde am Boden des Gefäßes. Die Stickstoffzuleitung wurde so reguliert, daß die Gasproben nach $2^1/_2$ Stunden keinen Sauerstoff mehr enthielten. Innerhalb von 6 Stunden, also $8^1/_2$ Stunden nach Versuchsbeginn, hatte sich noch kein Regenwurm an der Oberfläche gezeigt. Darauf ließ ich durch das bisher noch nicht benutzte Metallrohr von oben her Wasser zulaufen, bis dieses etwa 1 cm über der Erde stand. Schon nach kurzer Zeit entstanden einige Gänge an der Glaswand des Gefäßes, die auch hier ein richtungsloses Umherkriechen erkennen ließen, und nach Verlauf von mehreren Stunden waren neun Versuchstiere an der Erdoberfläche erschienen; ein Tier erreichte sie nicht. Dieses Ergebnis wurde durch weitere gleichartige Versuche bestätigt.

Die während der ersten Stunden des Versuchs herrschende Atemnot der Würmer wurde durch das Zuleiten von Wasser keinesfalls erhöht. Da der Versuch im geschlossenen Gefäß geschah, war die Möglichkeit ausgeschlossen, daß das an der Oberfläche befindliche Wasser den von den Würmern verbrauchten Sauerstoff wieder ergänzen konnte, weil es nicht mit sauerstoffreicher Luft, sondern mit Stickstoff in Berührung stand. Trotzdem löste das Wasser eine Vorwärtsbewegung der Tiere aus und veranlaßte sie, an der Oberfläche liegen zu bleiben, sobald sie diese erreicht hatten.

Nach Merker verliert das Wasser beim Durchsickern durch die Erde einen erheblichen Teil seines Sauerstoffgehaltes und treibt dadurch die Tiere auf die Wanderung nach den sauerstoffreichsten Schichten an der Oberfläche. Um diese angebliche Bedeutung des sauerstoffarmen Sickerwassers zu untersuchen, ließ ich in einer sechsten Versuchsreihe bei derselben Anordnung wie im Versuch V das Wasser nicht von oben, sondern von unten her langsam in der Erde hochsteigen, indem ich es durch ein bis auf den Boden des Gefäßes reichendes Metallrohr zulaufen

ließ. Das Wasser der oberen Erdschichten mußte also einen geringeren Sauerstoffgehalt besitzen als das am Boden des Gefäßes befindliche.

Auch in diesen Versuchen erschienen die Tiere an der Oberfläche und blieben trotz der ungünstigeren Atmungsverhältnisse dort liegen. Unter 30 Versuchstieren gelang es nur drei Würmern nicht, die Erdoberfläche zu erreichen.

Ein ähnliches Verhalten wurde bereits bei der Untersuchung über die Orientierung nach der Schwerkraft beobachtet. Ich ließ bei diesen Versuchen die Tiere zwischen zwei Glasplatten in gleichmäßig mit Wasser durchmischter Erde kriechen. Durch das Aufrichten des Apparates bildete sich allmählich oben eine mehrere Zentimeter hohe Wasserschicht, die jedoch von der Außenluft durch einen das Ganze ohne Luftblase abschließenden Gummischlauch getrennt war. Der Sauerstoffgehalt dieser Schicht mußte daher der gleiche sein wie der des übrigen Wassers. Trotzdem blieben die Tiere in dieser Wasserschicht an der Erdoberfläche liegen, sobald sie sie erreicht hatten.

In Zusammenhang mit den übrigen Versuchsergebnissen dürfen wir daraus den Schluß ziehen, daß der Sauerstoffgehalt des Bodenwassers keinen Einfluß auf die Bewegung der Regenwürmer und ihr Erscheinen an der Erdoberfläche ausübt.

Es sei an dieser Stelle gestattet, auf einen Einwand einzugehen, der mir gelegentlich eines Vortrages über die vorliegenden Untersuchungen bei der Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Marburg gemacht wurde. Es wurde darauf hingewiesen, daß der Regenwurm möglicherweise eine positive Aerotaxis besitze; diese würde ihm das Auffinden der Erdoberfläche erleichtern, da anzunehmen sei, daß in den oberen Erdschichten eine bessere Durchlüftung des Bodens erfolgt und daher auch dort ein größerer Sauerstoffgehalt vorhanden ist. Schon die Tatsache, daß in keinem der bisherigen Versuche eine gerichtete Bewegung nach oben festzustellen war, spricht gegen diese Annahme. Da sich der Wurm bei Tage in Tiefen von mindestens 20 bis 30 cm aufhält, wäre man gezwungen, anzunehmen, daß er in diesen Tiefen dauernd einer gewissen Atemnot ausgesetzt ist, die erst nachts bei Fortfall hemmender Lichtreize durch ein Aufsteigen an die Oberfläche beseitigt würde. Das ist in hohem Maße unwahrscheinlich. Nimmt man dagegen an, daß die positive Aerotaxis des Regenwurms erst dann auftritt, wenn der Sauerstoffgehalt des Erdbodens ein gewisses Minimum unterschreitet, so erscheint es ausgeschlossen, daß die Sauerstoffkonzentration mit zunehmender Entfernung von der Erd-

oberfläche so rasch abfällt, daß dieses Minimum schon in den geringen Tiefen erreicht würde, in denen sich der Regenwurm normalerweise aufhält.

4. Der mechanische Reiz des Wassers.

Nachdem die übrigen Möglichkeiten erschöpft sind, bleibt nur noch die Annahme übrig, daß der vom Wasser ausgeübte Berührungsreiz die Bewegung der Würmer auslöst. Sie wird vor allem durch die zuletzt erwähnten Versuche V und VI unterstützt.

Deshalb erschien es denkbar, daß auch die Strömungsrichtung des am Körper entlang fließenden Wassers insofern einen Einfluß auf die Orientierung des Regenwurms haben könnte, als das Tier beim Kriechen stets einen bestimmten Winkel zu dieser Richtung einhalten würde.

Zur Untersuchung dieser Frage wurden die mehrfach erwähnten, aufrecht stehenden Glasplatten (Abb. 1) verwandt. Die Tiere befanden sich zwischen ihnen in normal feuchter Gartenerde. Danach wurde von oben her Wasser zugeführt, welches unten dauernd wieder ablaufen konnte. Es wurde jedoch nicht beobachtet, daß die Tiere sich in einer Richtung vorwärts bewegten, die zu der des eindringenden Wassers einen annähernd gleichbleibenden Winkel bildete. Auch die im vorigen Kapitel besprochene sechste Versuchsreihe, in der von unten her Wasser in den Versuchsbehälter eingeleitet wurde, beweist, daß der Regenwurm nicht etwa mit Hilfe einer »positiven Rheotaxis« die Erdoberfläche findet.

Ein weiterer Fall, der in der Natur häufig eintreten kann, ist noch zu erwähnen. Die Tiere halten sich im allgemeinen in festen Wohnröhren auf, in denen ihnen ein leichtes Hin- und Herkriechen möglich ist. Nach Darwin sitzen sie in ihnen bei Tage dicht unter der Oberfläche, um beim Fortfall hemmender Lichtreize hervorzukommen. Bei starken Regenfällen werden die Röhren vom eindringenden Wasser zugeschwemmt. Die dadurch entstehende schlammige Erde setzt die Tiere einem allseitigen Druck aus, der sie zur Flucht veranlaßt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in feuchtem Sand. Auch darin ist es den Tieren nicht möglich, sich feste Röhren zu schaffen, und es gelingt daher nicht, sie zum Einbohren in feuchten Sand zu veranlassen.

Fassen wir die Ergebnisse unserer Versuche zusammen, so ist daraus folgende Bedeutung des Wassers für die Orientierung zu erkennen: Die Bewegung der Regenwürmer im Erdreich wird bei Anwesenheit von Wasser durch den von ihm ausgeübten tactilen Reiz ausgelöst und durch die im Wasser einsetzende Osmose unterstützt. Der Sauerstoffgehalt und die chemische Beschaffenheit des Wassers besitzen keinen Einfluß.

e) Der Erdwiderstand.

Die Versuche über die Bedeutung des beim Bohren zu überwindenden Erdwiderstandes für die Bewegungsrichtung des Regenwurms wurden unter Benutzung der vertikal stehenden Glasplatten (Abb. 1) ausgeführt. Der untere Teil der zwischen ihnen liegenden Erdschicht wurde leicht festgedrückt, während der obere aus lockerer Erde bestand. Die Tiere wurden veranlaßt, sich in die obere Schicht einzubohren. Bei keinem der Versuchstiere konnte ein Übergang aus dieser in die festere

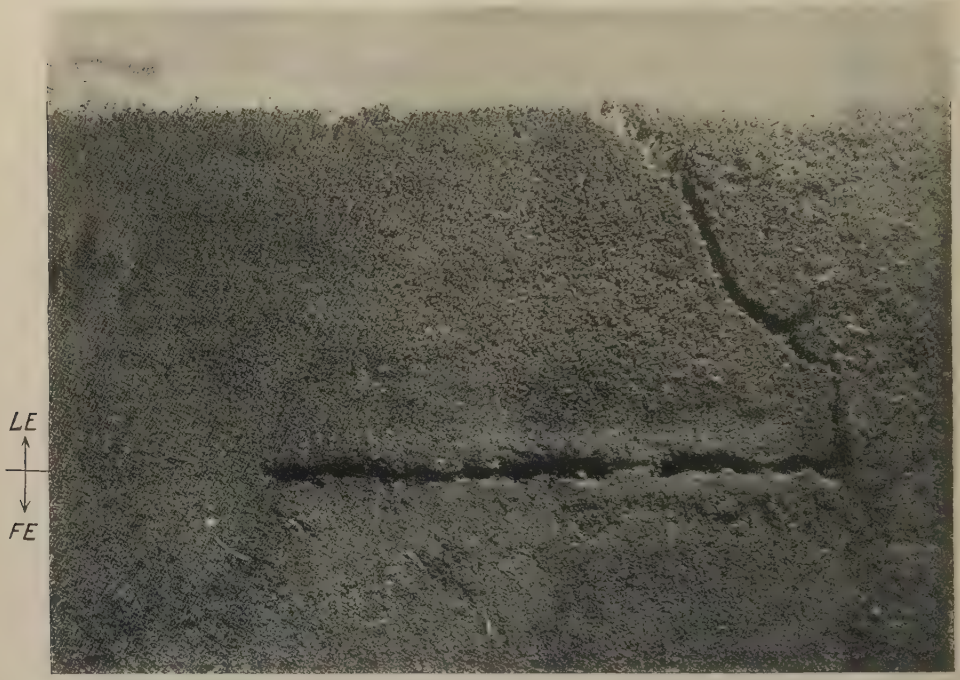

Abb. 13. Wurmröhre, die in lockerer Erde (*LE*) abwärts führt und dann vor einer festeren Erdschicht (*FE*) in scharfem Winkel ausweicht.

Erdschicht beobachtet werden. Sobald sie diese erreicht hatten, stellten sie entweder die Vorwärtsbewegung ein und hielten sich in der bis dahin gegrabenen Röhre auf, oder sie bogen in eine andere Richtung ab und wichen vor der festeren Erdschicht aus (Abb. 13).

Dabei war die Festigkeit der Erde nicht so groß, als daß ein Einbohren nicht möglich gewesen wäre. Das wurde durch eine Versuchsreihe erwiesen, in der die Erdoberfläche so abgeschrägt worden war, daß sich die Tiere von der Oberfläche her sowohl in die lockere als auch in die festere Erde unmittelbar einbohren konnten. Ein Versuchstier

bohrte sich beispielsweise zunächst in die leichtere Erde ein (Abb. 14). An der festeren Schicht angelangt, blieb es nahezu 2 Stunden in seiner Röhre liegen, um sich danach rückwärts an die Erdoberfläche zurückzuziehen. Bald darauf bohrte es sich weiter unten in die festere Erde ein. Es ist daher nicht die feste Erde an sich, sondern der Unterschied in der Festigkeit, der das Tier zurückweichen läßt.

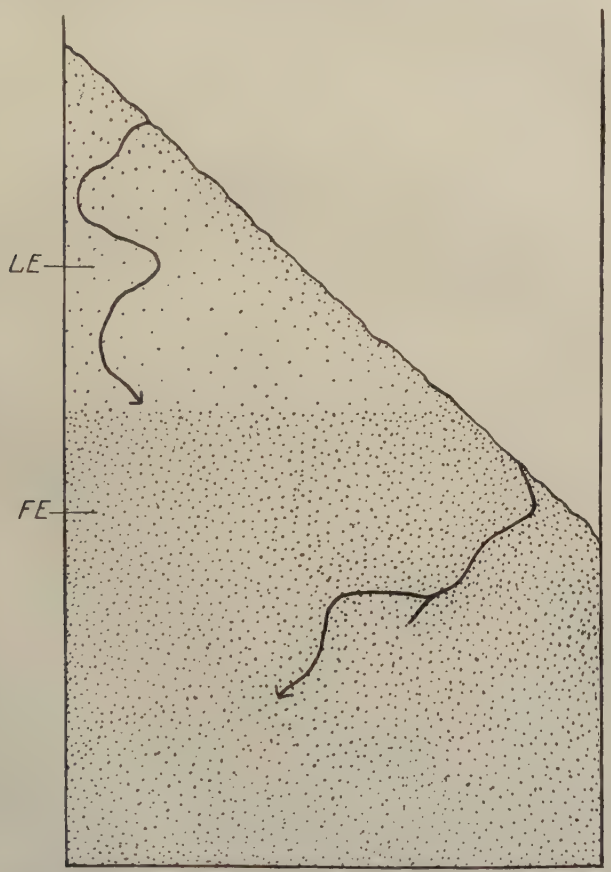

Abb. 14. Kriechspuren eines Regenwurms, der sich zunächst in lockere Erde (*LE*) einbohrte, bei Erreichen einer festeren Erdschicht (*FE*) an die Oberfläche zurückkehrte und sich weiter unten unmittelbar in diese einbohrte. (1/4 nat. Größe.)

Es besteht danach die Möglichkeit, daß unter normalen Bedingungen der zu überwindende Erdwiderstand den Regenwurm in seiner Locomotionsrichtung beeinflußt. Da er im allgemeinen mit wachsender Entfernung von der Erdoberfläche zunimmt, ist es denkbar, daß er den Wurm bei seinem Umherkriechen in der Erde daran hindert, in zu große Tiefen vorzudringen.

V. Biologische Auswertung der Beobachtungen und Versuchsergebnisse.

Der Regenwurm lebt in einem System selbstgebohrter Röhren, die sich bis zu einer Tiefe von etwa 40 cm erstrecken und an der Oberfläche münden. Das Bohren dieser Röhren geschieht normalerweise nicht, indem der Regenwurm die zu beseitigende Erde frißt, sondern dadurch, daß er sie durch die Kontraktionen seines Vorderendes verdrängt. Die durch Schleimabsonderung verkitteten Wände der Röhren geben diesen eine gewisse Festigkeit, die dem Tier ein leichtes Hin- und Herkriechen ermöglicht.

Das Licht hindert den Regenwurm daran, tagsüber seine Röhren zu verlassen. Erst nachts bei Fortfall hemmender Lichtreize kommt er aus ihnen hervor, um an der Erdoberfläche auf Nahrungserwerb auszugehen und gegebenenfalls einen Partner zur Copulation zu suchen. Auch des Nachts verläßt er seine Röhren nur selten ganz. Das Hinterende bleibt zumeist in der Röhre stecken und gibt dem Tier die Möglichkeit, sich bei Gefahr rasch in die Erde zurückzuziehen. Am Tage bleibt die Röhrenöffnung durch eingezogenes Laub und Excremente verstopft.

Ein statischer Sinn ist für den Regenwurm als entbehrlich zu denken, da seine Röhren im allgemeinen an die Oberfläche führen. Ebenso hindert ihn der nach unten zunehmende Erdwiderstand daran, sich in zu große Tiefen zu verirren.

Das bei Regenfällen in die Erde eindringende Wasser löst durch seinen tactilen Reiz eine lebhafte, richtungslose Vorwärtsbewegung des Tieres aus, die erst mit dem Erreichen der Erdoberfläche endet. Sobald das Wasser aus den oberen Erdschichten abgelaufen ist, bohrt sich der Regenwurm erneut in die Erde ein. Würde er bei seinem Umherkriechen nicht an die Oberfläche gelangen, so ist zu vermuten, daß es ihm trotzdem möglich ist, in der wasserhaltigen und möglicherweise sauerstoffarmen Erde längere Zeit zu leben. Die Versuche von Jordan und B. Schwarz (1920), sowie die von Dolk und v. d. Paauw (1929) haben die große Anpassungsfähigkeit des Regenwurms an ein Leben bei niederer Sauerstoffspannung gezeigt. Auch die oben angeführten Versuche, in denen Regenwürmer wochenlang in ungewechseltem Wasser am Leben blieben, liefern eine Bestätigung dafür.

Daher ist es auch verständlich, daß der immerhin sehr niedrige Sauerstoffgehalt des Wassers den Regenwurm nicht zwingt, bei Regenwetter die Erdoberfläche aufzusuchen, um dort seinen Sauerstoffbedarf zu decken.

VI. Zusammenfassung.

Die Locomotion des Regenwurms erfolgt beim Kriechen auf einer Fläche nur in der Bauchlage. Bei allseitiger Berührung dagegen bewegt sich das Tier in der ihm erteilten Anfangslage weiter, ohne die Bauchseite zu bevorzugen. Eine Änderung der Normallage unter einseitiger Berührung ruft beim kriechenden Regenwurm und bei jedem seiner Teilstücke Umdrehbewegungen hervor.

Exstirpation des Oberschlundganglions beeinträchtigt die Kriechbewegungen des Regenwurms insofern, als sie das Tier während des Kriechens zu einer Dorsalkrümmung der vorderen Segmente veranlaßt. Gleichzeitig findet eine Verzögerung der Einbohrbewegungen statt.

Ein Einfluß der Schwerkraft auf die Lagekorrektionen des Regenwurms und auf die beim Kriechen in und außerhalb der Erde einzuschlagende Richtung besteht nicht. Der Regenwurm orientiert sich daher nicht vermöge eines allgemeinen Lagereflexes im Sinne der Annahme v. Buddenbrocks.

Das Licht hat ebenfalls keine Einwirkung auf die Umdrehbewegungen des Regenwurms. Dagegen vermag es eine Beschleunigung der Einbohrbewegungen hervorzurufen und die Tiere am Verlassen ihrer Röhren zu hindern.

Als einziger Auslösungsreiz für den bei einer Änderung der Normallage auftretenden Umdrehreflex ist das Fehlen tactiler Reize auf der Ventralseite anzusehen.

Es ist der Nachweis erbracht worden, daß bei starken Regenfällen nicht die dabei eintretende trübere Beleuchtung oder der größere Feuchtigkeitsgehalt der Luft, sondern das Wasser selbst die Regenwürmer zum Verlassen ihrer Röhren bewegt. Diese Reaktion ist in erster Linie auf den mechanischen Reiz des Wassers zurückzuführen, der ein richtungsloses Umherkriechen der Tiere in der Erde auslöst, bis sie die Erdoberfläche erreicht haben. Beschleunigend auf die Locomotion wirkt dabei der osmotische Wasseraustausch, der bei abweichender Molarkonzentration der Körperflüssigkeit des Regenwurms von der des umgebenden Mediums einsetzt. Die chemische Beschaffenheit und die durch Oxydationsprozesse im Erdboden verminderte Sauerstoffspannung des Wassers üben keinen Einfluß aus. Ebenso ließen die Beobachtungen nicht auf das Vorhandensein einer Aerotaxis schließen.

Von maßgebender Bedeutung ist der beim Bohren zu überwindende Erdwiderstand. Da er normalerweise nach abwärts zunimmt, hindert er den Regenwurm daran, in größere Tiefen vorzudringen.

Literaturverzeichnis.

Adolph, E. F., 1927: The regulation of volume and concentration in the body fluids of earthworm. Journ. exp. Zool. 47.

Alsterberg, G., 1924: Die Sinnesphysiologie der Tubificiden. Acta universitatis Lundensis 20.

Bohn, G., 1906: Attitudes et mouvements des Annélides. Ann. sc. naturelles, Zool., 9. sér. T. 3. Paris.

v. Buddenbrock, W., 1912: Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. Biol. Zentralbl. 32.

— 1913: Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Phys. 33.

— 1914: Über die Orientierung der Krebse im Raum. Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Phys. 34.

Darwin, Ch., 1882: Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer. Stuttgart.

Dolk, H. E. und v. d. Paauw, F., 1928: Die Bedeutung des Hämoglobins für die Atmung des Regenwurms. Tijdschr. d. Ned. Dierkundige Vereenig., 3. Ser., Deel 1.

— — 1929: Die Leistungen des Hämoglobins beim Regenwurm. Z. f. vergl. Physiol. 10.

Focke, F., 1929: Die Raumorientierung von Lumbricus. Verhandl. Deutsch. Zoolog. Ges.

Fraenkel, G., 1927: Die Grabbewegung der Soleniden. Z. f. vergl. Physiol. 6.

— 1928: Über den Auslösungsreiz des Umdrehreflexes bei Seesternen und Schlangensternen. Z. f. vergl. Physiol. 7.

Friedländer, B., 1888/89: Über das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Zentralbl. 8.

— 1894: Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Pflügers Archiv ges. Physiol. 58.

Hanel, E., 1904: Ein Beitrag zur Psychologie der Regenwürmer. Z. f. allg. Physiol. 4.

Hensen, V., 1877: Die Tätigkeit des Regenwurms (Lumbricus terrestris L.) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens. Z. w. Z. 28.

Herter, K., 1925: Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen. Zool. Bausteine, Bd. 1, H. 1.

Hesse, R., 1896: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Z. w. Z. 61.

Jennings, H. S., 1906: Modifiability in behaviour. II. Factors determining direction and character of movement in the earthworm. Journ exp. Zool. 3.

Joest, E., 1897: Transplantationsversuche an Lumbriciden. Morphologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. f. Entwicklungsmech.

Jordan, H., 1913: Wie ziehen die Regenwürmer Blätter in ihre Röhren? Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Physiol. 33.

Jordan, H. und Schwarz, B., 1920: Einfache Apparate zur Gasanalyse und Mikrospirometrie in bestimmten Gasgemischen und über die Bedeutung des Hämoglobins beim Regenwurm. Pflügers Archiv ges. Physiol. 185.

Korschelt, E., 1925: Über Ruhezustände der Regenwürmer. Zool. Anz. 64.

Kreidl, A., 1893: Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. II. Versuche an Krebsen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Klasse. Vol. 102, 3.

Mangold, O., 1925: Beobachtungen und Experimente zur Biologie des Regenwurms I. (Lauterzeugung, Formsinn und chemischer Sinn.) Z. f. vergl. Physiol. 2.

Merker, E., 1926: Die Empfindlichkeit feuchthäutiger Tiere im Lichte. II. Warum kommen Regenwürmer in Wasserlachen um, und warum verlassen sie bei Regen ihre Wohnröhren? Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Physiol. 42.

Michaelsen, W., 1900: Vermes: Oligochaeta. Das Tierreich. 10. Lieferung.

Nomura, E. and Ohfuchi, S., 1928: Effect of inorganic salts on photic orientation in Allolobophora foetida. Sci. Repts. Tôhoku Imper. Univers. 4. Ser. Vol. 3.

Parker, G. H. and Arkin, L., 1901: The directive influence of light on the earthworm Allolobophora foetida. Americ. Journ. Physiol. 5.

Parker, G. H. and Metcalf, C. R., 1906/07: The reactions of earthworm to salts. Americ. Journ. Physiol. 17.

Parker, G. H. and Parshley, H. M., 1911: The reactions of earthworm to dry and to moist surfaces. Journ. exp. Zool. 11.

Rogers, C. G. and Lewis, E. M., 1914: The relation of body temperature of the earthworm to that of its environment. Biol. Bull. 27.

— 1914: The temperature coefficient of the rate of contraction of the dorsal bloodvessel of the earthworm. Biol. Bull. 27.

Smith, A. C., 1902: The influence of temperature, odors, light and contact on the movements of the earthworm. Americ. Journ. Physiol. 6.

Stenius, S., 1903/04: Der osmotische Druck im Meerwasser. Öfversigt af Finska Vetenscaps-Societetens Forhandlingar. 46, Nr. 6.

Vejdovsky, F., 1884: System und Morphologie der Oligochäten. Prag.

Wolf, E., 1926: Physiologische Untersuchungen über das Umdrehen der Seesterne und Schlangensterne. Z. f. vergl. Physiol. 3.

Lebenslauf.

Am 16. Dezember 1904 wurde ich, Fritz Focke, als Sohn des Malers Hermann Focke und seiner Frau Elisabeth geb. Krückemeyer in Bad Essen geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelisch-lutherischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1911 bis Ostern 1914 besuchte ich zunächst die Volksschule und darauf bis Ostern 1920 die sechsklassige Rektorschule zu Bad Essen. Ostern 1920 wurde ich in die Untersekunda des Realgymnasiums zu Osnabrück aufgenommen und legte dort drei Jahre später die Reifeprüfung ab.

Nach einer zweijährigen Lehrzeit als Bankbeamter widmete ich mich dem Studium der Biologie, Physik und Mathematik. Ich studierte im Sommersemester 1925 und im Wintersemester 1925/26 in Marburg, in den beiden folgenden Semestern in Freiburg i. Br. und seit Ostern 1927 wieder in Marburg.

Meine akademischen Lehrer waren:
in Marburg: Alverdes, Claussen, Fraenkel, Grüneisen, Häpke, v. Haffner, Hensel, Jaensch, Korschelt, Nordhausen, E. Otto, Schaefer, Schulze; in Freiburg: E. Cohn, Geinitz, Heffter, Krull, Loewy, Oltmanns, Spemann.

Ihnen allen, insbesondere Herrn Prof. Dr. F. Alverdes und Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, bin ich zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.